Botanique
Les familles de plantes

Chez le même éditeur

Des mêmes auteurs :

Les champignons. Mycologie fondamentale et appliquée, par Ph. Bouchet, J.-L. Guignard, Y.-F. Pouchus, J. Villard. *Collection Abrégés de Pharmacie*, 2005, 192 pages.

Dans la même collection :

Pharmacie galénique, par A. Le Hir, Préface de M.M. Janot. 1997, 9e édition, 400 pages.

Pharmacologie, par Y. Cohen, C. Jacquot. 2008, 6e édition, 512 pages.

Botanique

Les familles de plantes

Frédéric Dupont
Professeur à l'université de Lille 2
Faculté des sciences pharmaceutiques et biologiques

Jean-Louis Guignard
Doyen honoraire de la faculté des sciences
pharmaceutiques et biologiques
de Paris-Sud

Préface du professeur J.-M. PELT

15e édition



ELSEVIER
MASSON



ISBN : 978-2-294-71426-9

ELSEVIER MASSON S.A.S. - 62, rue Camille-Desmoulins, 92442 Issy-les-Moulineaux Cedex

Présentation de la collection des Abrégés de pharmacie

L'étudiant en pharmacie, comme l'étudiant en médecine, l'étudiant vétérinaire ou celui des cursus des différentes filières scientifiques, aborde, lors de ses études, une vaste gamme de programmes allant de la physique corpusculaire et des mathématiques à la biologie moléculaire. Il doit pouvoir comprendre les concepts émis, les suivre dans leur évolution, les assimiler.

Le pharmacien en particulier, spécialiste du médicament, participe à l'isolement ou à la synthèse de principes actifs, à leur mise en forme galénique, à leur étude pharmacologique et clinique, à leur production industrielle, à leur dispensation au public. À ce titre il doit pouvoir communiquer avec le médecin, le chimiste, le biologiste, l'ingénieur entre autres.

Les Abrégés s'adressent au départ aux étudiants des six années d'études qui conduisent au diplôme d'État de docteur en pharmacie. Ils intègrent les nouvelles directives, adaptent leurs thèmes aux nouveaux programmes ou innovent afin d'apporter leur contribution au renouveau scientifique. Concis, maniables, économiques ils retiennent l'essentiel de la pensée magistrale et bénéficient de l'expérience didactique de leurs auteurs qui sont des enseignants réputés.

Ces auteurs ont fait l'effort de condenser en peu de pages leurs cours : n'en gardant que l'essentiel, ils ont distingué le fondamental de l'accessoire, écarté l'éphémère et favorisé le durable.

Année après année la collection couvre progressivement l'ensemble des enseignements de pharmacie. Nombreux sont les Abrégés qui ont été réédités, preuve de leur succès. Conçus pour une durée de service aux mains des étudiants, les Abrégés sont mis à jour au fur et à mesure des besoins dictés par le progrès scientifique, l'évolution de la profession pharmaceutique, l'adoption de nouvelles méthodes pédagogiques.

Ouvrages du premier ou du deuxième cycle des études pharmaceutiques, ils peuvent aussi rendre service aux étudiants plus spécialisés dans un domaine déterminé des sciences, jeter des ponts entre les disciplines, combler des lacunes et apporter aux étudiants des DEUG, des DEUST, des licences, des masters de chimie et de biologie appliquées une source féconde d'enseignements, plus particulièrement pour ceux qui souhaitent faire carrière dans les industries des biotechnologies, du génie biologique, de l'agro-alimentaire. Ces Abrégés préparent aux enseignements de 3e cycle ouverts à toutes ces disciplines. La présente édition vise aussi les étudiants des filières naturalistes, qu'elle soient de biologie générale ou des sciences appliquées par exemple à l'horticulture, à l'agronomie ou aux masters visant la protection des milieux

naturels qui réclament des bases de botanique générale et systématique préalables aux identifications notamment.

La collection des Abrégés de pharmacie est l'héritière de la collection de Précis de pharmacie que dirigeait notre Maître, le professeur Maurice-Marie Janot et, à trente ans de distance, elle perpétue une tradition de rigueur scientifique et d'ouverture pédagogique. Elle conserve un dynamisme qui la fait entrer dans le troisième millénaire.

Yves Cohen
Doyen honoraire de la faculté de pharmacie
université de Paris-Sud (Paris XI)

Préface

Confrontée aux récents progrès de la physiologie, de la biochimie et de l'écologie végétale, la botanique traditionnelle pourrait apparaître comme une science purement historique. De fait, la description des plantes, de leur forme, de leurs organes et de leurs fonctions fut la première étape de la prospection du règne végétal.

Dans les sociétés traditionnelles déjà, à l'aube de l'histoire humaine, un savoir empirique s'élabore : l'homme, pressé par la nécessité de se nourrir, de se vêtir et de se soigner, attribue aux simples des signes et des vertus. Ainsi apparaît très tôt cette tendance propre à l'esprit humain d'identifier les êtres qui l'entourent et d'assigner à chaque plante, à chaque animal, sa place dans la nature.

À partir du XVIIIe siècle, avec Linné, fondateur de la nomenclature binomiale, ce savoir devient scientifique : la description des espèces et leur classement en unités taxinomiques de plus en plus vastes est une première tentative pour mettre de l'ordre dans l'infinie diversité des formes et des structures qu'apparemment la nature s'acharne à créer dans le désordre. Un désordre qui en réalité n'en est pas un et que l'on comprend mieux, quand, au XIXe siècle, apparaît la notion d'évolution, et plus particulièrement de phylogenèse : on découvre alors que les espèces et les groupes auxquels elles appartiennent, vivants ou fossiles, découlent les uns des autres par cet immense mouvement de dérive et de perpétuel dépassement qui travaille la matière vivante et la conduit, d'inventions en inventions, vers des innovations toujours plus audacieuses et une complexité toujours plus grande. Après avoir été répertoriées par Linné dans un catalogue, voici donc les plantes situées par Lamarck et Darwin dans l'histoire.

Mais il fallait encore les inscrire dans la géographie, c'est-à-dire dans l'espace. Telle est la mission que s'assigne l'écologie végétale, étroitement liée d'ailleurs à la phylogenèse puisque l'évolution biologique diversifie ses courants et ses rameaux en fonction de la structure du globe, de la répartition de ses mers et de ses continents, de ses plaines et de ses montagnes, de ses climats et de ses sols.

Ainsi, la botanique systématique, qui fut d'abord un répertoire commode pour identifier et situer les espèces, a-t-elle peu à peu intégré les grands concepts qui dominent les sciences contemporaines, où chaque phénomène ne s'interprète que situé dans un espace-temps déterminé. Elle débouche de plain-pied sur la biologie végétale, la biogéographie et l'écologie, dont elle constitue la base indispensable.

Comment pourrait-on analyser la structure d'une formation végétale ou les caractéristiques d'une végétation sans la parfaite connaissance des espèces qui les constituent ? La botanique systématique reste donc la pierre angulaire, le code de référence fondamental, « le tronc commun », véritable passage obligé pour aborder les divers domaines de la biologie végétale. Elle est aussi une science difficile empruntant, par ce mouvement de rétroaction si caractéristique

des sciences modernes, de nombreuses données aux disciplines citées, dont toutes concourent à mieux situer les espèces et les familles dans le grand arbre généalogique du règne végétal. Car les caractères pris en considération pour situer une espèce ou une famille ne sont pas seulement morphologiques, mais aussi biochimiques, sérologiques, embryologiques, écologiques, etc.

L'ouvrage de Frédéric Dupont et Jean-Louis Guignard présente sous un volume réduit et de manière concise les grandes unités naturelles. En évitant de s'encombrer de détails inutiles qui trop souvent découragent le profane, les auteurs font preuve de dons pédagogiques particulièrement brillants. Ils vont droit à l'essentiel, mais savent enrichir sa matière d'un fait saillant ou d'une note personnelle qui allègent le texte et captent l'attention du lecteur.

Le dernier chapitre est constitué par des notions d'écologie végétale, domaine immense présenté ici avec beaucoup de simplicité et de clarté, au moment où les sciences de l'environnement tendent à occuper une place toujours plus grande dans tous les domaines du savoir.

Les deux dernières éditions de cet ouvrage tiennent compte des apports récents de la biologie moléculaire à l'étude de l'évolution et, notamment, de l'analyse cladistique des séquences d'ADN nucléaire, chloroplastique ou ribosomiale.

La présentation des grands groupes végétaux suit la nouvelle classification des plantes à fleurs proposée par les botanistes de *l'Angiosperm Phylogeny Group* (APG). Celle de la présente édition tient compte des récentes mises à jour de l'APG « APG III ».

L'autre innovation de cette nouvelle édition est l'apparition de photos en couleurs chaque fois qu'elles apportent une amélioration par rapport aux schémas au trait, lesquels restent cependant indispensables pour de nombreuses figures de détails ou d'interprétation. Cette forme plus vivante attirera, nous l'espérons, un public plus élargi d'étudiants et d'amateurs éclairés qui affluent dans les nombreuses sociétés botaniques et naturalistes.

Cet abrégé de botanique, qui est en réalité un précis, – et ce mot est à prendre dans son vrai sens – constitue une excellente base de départ pour découvrir l'exubérance et la richesse du monde végétal, dont nous mesurons chaque jour davantage combien nous sommes proches et solidaires.

Jean-Marie Pelt

Professeur émérite de biologie végétale
à l'université de Metz
Président de l'Institut européen d'écologie

Avant-propos

La présente édition de l'*Abrégé* a été écrite pour tous ceux qui s'engagent dans le tronc commun des études de santé, mis en place à la rentrée universitaire 2010.

Dès le début du cursus du tronc commun, il donnera à tous une idée de ce que sont les plantes, de leur singularité par rapport aux animaux dont l'homme fait partie et qui, sans le monde végétal, n'existeraient pas.

Au curieux, il révélera la grande aventure des plantes supérieures, des mousses aux plantes à fleurs, lui fera connaître les trésors que les végétaux apportent : nourriture, médicaments, paysages… Il lui montrera aussi la place de l'écologie au sein des sciences de la vie.

Le futur médecin phytothérapeute pourra replacer les médicaments d'origine végétale qu'il prescrira plus tard.

Le futur allergologue pourra trouver ici les caractères botaniques des différentes familles incriminées dans les allergies respiratoires ou de contact.

Quant au futur pharmacien, traditionnellement intéressé par les plantes (longtemps la botanique fut l'une des quatre matières enseignées, aux côtés des chimies minérale et organique et de la galénique), cet ouvrage sera son livre de référence tout au long de ses études. Il lui donnera un cadre solide pour l'étude des drogues végétales, c'est-à-dire pour la pharmacognosie, finalité de l'enseignement des plantes en Pharmacie. Il lui donnera également une connaissance de la flore, toujours utile en milieu rural…

Dans cet *Abrégé*, les grandes familles de nos régions et celles d'intérêt thérapeutique sont étudiées avec plus de détail; elles permettent de placer les lignes directrices de la classification et de saisir les grands traits de l'évolution chez les végétaux. La classification des plantes étant ainsi « balisée », il est facile d'« accrocher » les familles plus secondaires ou tropicales.

L'illustration, en grande partie originale, est composée de photos, de schémas et de tableaux permettant de visualiser au mieux les différents groupes étudiés. Elle devra être complétée, lors des herborisations, par l'étude de types pris sur le vif et, en enseignement dirigé, par des dissections et démonstrations diverses. Nous espérons qu'ainsi conçu, cet *Abrégé* rendra service aux étudiants en pharmacie et à tous ceux qui désirent s'initier en quelque 300 pages à la classification et la reconnaissance des familles végétales.

1 Généralités sur l'organisation des végétaux

Le premier caractère des végétaux est leur faculté de synthèse. Alors que, pour se nourrir, les animaux doivent manger d'autres animaux ou des végétaux, les plantes utilisent directement les sels minéraux du sol et le carbone de l'air.

Ce sont des *autotrophes* (du grec *autos*, de soi-même et *trophê*, nourriture) capables, en particulier, de fabriquer des glucides grâce à l'énergie solaire, au dioxyde de carbone de l'atmosphère (ou de l'eau) et à l'eau puisée dans le milieu.

Les végétaux sont ainsi le *support* de toute vie animale ; sans les plantes, les animaux ne pourraient vivre puisqu'ils sont incapables de fabriquer tout ou partie de leurs constituants.

Cette faculté de synthèse se traduit, au niveau cellulaire, par la présence d'organites particuliers appelés *plastes* et dont est toujours dépourvue la cellule animale.

Quant à la captation de l'énergie solaire (photosynthèse), celle-ci est rendue possible par la présence de *pigments assimilateurs*, dont les chlorophylles (du grec *khlöros*, vert et *phullon*, feuille).

La *couleur verte* des plantes leur est due.

Un autre trait fondamental des végétaux – sans doute lié à leur étonnante faculté de synthèse des sucres – est la présence autour de chaque cellule d'une *paroi rigide* de nature glucidique.

Si l'on rencontre encore chez les algues des polymères du mannose et du xylose, chez les autres végétaux, c'est la *cellulose* qui est le constituant majeur de la paroi.

Cette enveloppe rigide de cellulose empêche la cellule végétale de se déformer et de se mouvoir : il en résulte *l'immobilité* et la *fixation au sol* de la plupart des plantes[1].

La plante devient prisonnière de son milieu, de son habitat ce qui oblige son organisme à une plus grande souplesse, à une grande facilité d'adaptation, puisqu'elle ne peut – par exemple – fuir, en se déplaçant, des conditions défavorables.

De même, il n'existe pas de cellule végétale mobile analogue aux lymphocytes des vertébrés et, lors de la formation de l'embryon, on n'observe aucun des déplacements ou mouvements cellulaires caractéristiques de l'embryogenèse animale.

1. Chez les algues, les mousses et les fougères, les cellules sexuelles capables de se déplacer dans l'eau grâce à des flagelles sont dépourvues de parois.

Les végétaux sont des organismes peu différenciés…

On distinguera des racines, organes cylindriques servant à la fixation, des tiges, également cylindriques, qui portent des feuilles ou lames aplaties, des fleurs, comme on distingue des pattes, un corps, une tête… mais *aucun appareil* nerveux, respiratoire, circulatoire ne peut être valablement décrit.

Tout au plus chez les espèces les plus évoluées distinguera-t-on un appareil conducteur de sève, des organes de réserve…

Cette *faible différenciation* pourrait être considérée comme une infériorité manifeste du règne végétal comparé aux animaux. Ce n'est qu'une vue relative, car cette faible différenciation a pour conséquence d'assurer, d'une part une grande plasticité de la plante à son environnement et d'autre part, une grande facilité de régénération.

La *plasticité* des végétaux est due au fait que l'individu se réalise par une construction continue d'éléments nouveaux dont les types sont limités (racines, tiges, feuilles, fleurs), dont les structures sont voisines et dont la forme et le rôle sont sans cesse accommodés aux conditions extérieures (notamment par l'intermédiaire des tropismes).

La *facilité de régénération* est remarquable chez les végétaux car un simple fragment de tige, voire de feuille ou de racine dans certains cas, est capable de redonner un nouvel individu. Aussi la *multiplication végétative* (accidentelle, ou assurée par des dispositifs spéciaux) est *particulièrement répandue chez les végétaux* alors que chez les animaux, pour peu que l'on remonte dans l'échelle de la classification, elle est exceptionnelle. De façon plus précise, les recherches sur les cultures de cellules isolées ont montré la *totipotence* de la cellule végétale qui, dans certaines conditions, est capable de régénérer une plante entière.

Cette totipotence cellulaire s'accompagne d'une possibilité de multiplication indéfinie mais aussi de régénération après les mutilations répétées que leur occasionnent les animaux herbivores : grâce à ce mécanisme, les végétaux assurent leur rôle de producteurs primaires dans la plupart des écosystèmes. La multiplication indéfinie est aussi le cas des cellules des méristèmes, zones qui assurent la croissance des plantes. Contrairement aux animaux qui cessent de croître une fois adultes et qui ont une durée de vie limitée (vraisemblablement programmée dans leur génome), les végétaux ont une *croissance indéfinie* : ce ne sont que les circonstances extérieures (par exemple l'ouragan qui abat un arbre, le gel ou l'épuisement consécutif à la fructification pour une herbacée, une monocarpique) qui peuvent mettre fin à leur existence.

Cette totipotence cellulaire explique également qu'il n'y ait pas de séparation des cellules sexuelles, à la différence des animaux où l'on distingue un *soma* et un *germen*.

Immobilité, faible différenciation, importance de la multiplication végétative, croissance indéfinie sont encore une série de critères importants.

On pourrait en distinguer d'autres, mais notre monde végétal est maintenant suffisamment défini et caractérisé pour que nous nous occupions de lui avec efficacité.

Le travail qui désormais nous attend va être de préciser les ressemblances et les différences entre les végétaux, en un mot de les *classer*.

2 Systématique des végétaux

Les grands groupes végétaux

Dans la division du vivant en deux règnes – Animaux et Végétaux – Bactéries et Champignons faisaient traditionnellement partie des végétaux. En se fondant sur les séquences de l'ARN ribosomique, on distingue aujourd'hui *six grands ensembles* : Archées, Eubactéries, Protistes, Champignons (incluant les Lichens), Animaux et végétaux.

Les deux premiers possèdent une cellule *procaryote* réduite à une paroi externe, une membrane plasmique et un ADN circulaire inclus dans un cytoplasme. Les quatre ensembles suivants ont une cellule *eucaryote* pourvue d'une membrane plasmique protégée ou non par une paroi externe, d'un cytoplasme comportant un noyau, un cytosquelette, un système endomembranaire, éventuellement des flagelles locomoteurs et dotée, par *endosymbiose*, d'organites intracellulaires.

L'incorporation de Protéobactéries α (Eubactéries pourpres) par endosymbiose est à l'origine des *mitochondries*, organites présents chez l'ensemble des eucaryotes (exception faite d'une perte secondaire).

L'incorporation, toujours par endosymbiose, de Cyanobactéries (Eubactéries photosynthétiques) est à l'origine des chloroplastes de la Lignée verte. Cette lignée comprend les Algues rouges (Rhodophytes ou Rhodobiontes, ex. le Carragaheen) chez lesquelles la couleur verte de la chlorophylle est masquée par la phycoérythrine, pigment accessoire rouge et les Chlorobiontes, caractérisées, en plus de la chlorophylle a, par de la chlorophylle b (une forme oxydée) fonctionnant comme pigment accessoire. Les Chlorobiontes comprennent les algues vertes (ou chlorophytes, ex. l'Ulve[2]) et *les Plantes terrestres* (ou Embryophytes, ex. la Fougère, le Sapin, la Tulipe).

Une nouvelle endosymbiose (appelée endosymbiose secondaire), par ingestion d'un eucaryote unicellulaire issu des Algues rouges par une autre cellule eucaryote, conduit à la *Lignée brune* des *Ochrophytes* lesquels doivent leur couleur à la fucoxanthine, pigment accessoire brun : ex. le Fucus, une algue brune, les Diatomées… Certains des Ochrophytes ont perdu secondairement leurs pigments photosynthétiques et se comportent comme des « champignons » (ex. le Mildiou de la vigne). De même l'endosymbiose secondaire d'un eucaryote unicellulaire issu des algues vertes par une autre cellule eucaryote conduit aux *Euglénobiontes* (ex. l'Euglène) qui, elles aussi, peuvent perdre secondairement leur chlorophylle (ex. le *Plasmodium* du paludisme).

2. L'Ulve (*Ulva lactuca*), témoigne, par sa surabondance sur les côtes bretonnes (marées vertes) d'une pollution azotée du littoral.

En fin de compte, la notion de végétal correspond à des Eucaryotes, qui, à un moment ou à un autre de leur évolution, ont intégré, directement ou indirectement, des procaryotes photosynthétiques, même s'ils ont perdu secondairement leurs chloroplastes, comme chez les Oomycètes ou les Angiospermes parasites (Cuscutes, Orobanches).

Les Champignons (ou Eumycètes, ex. le Bolet, la Levure de bière), que l'on pensait autrefois cousins d'Algues rouges ayant perdu leur chlorophylle, sont un groupe frère des Choanoflagellés et des Éponges, donc plus proche des Animaux que des Végétaux. Quant aux Lichens, ils résultent de la symbiose d'une Cyanobactérie ou d'une algue verte unicellulaire et d'un Champignon.

Embranchement, classe, ordre, famille, genre, espèce

Les grands groupes que nous venons de distinguer (fig. 2.1) correspondent à des lignées évolutives différentes. Certains sont monophylétiques (du grec *phylon*, race, tribu) : chacun d'eux est un *clade*[3] (du grec *klados*, rameau), constitué par *l'ancêtre commun et ses descendants*. Par exemple, le clade des Chlorobiontes comprend *toutes* les Plantes terrestres, ainsi que *toutes* les algues vertes et *leur ancêtre commun*. Cet ancêtre n'est pas connu, mais on sait, par l'étude des

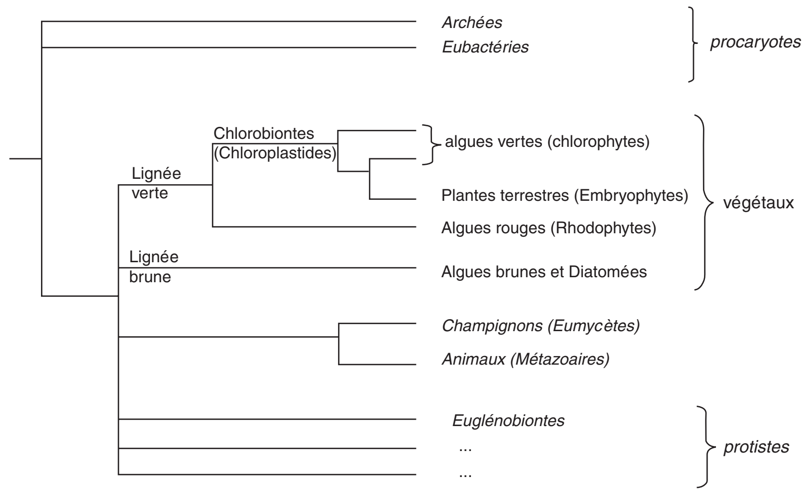


Fig. 2.1.
Place des végétaux dans le vivant.

3. Dans cet ouvrage, les noms des clades commenceront toujours par une majuscule (genres, familles, ordres, unités supérieures), les ensembles poly- ou paraphylétiques par une minucule; ex. : algues vertes, Algues rouges.

séquences des gènes plastidiaux et celle des gènes nucléaires, qu'il avait des chloroplastes à grana et à chlorophylles a et b.

La figure 2.1 nous montre également que certaines entités, qui nous paraissent familières, comme les algues, ne correspondent pas à une lignée monophylétique puisqu'elles n'ont pas d'ancêtre commun direct, mais *plusieurs ancêtres*, l'un pour les algues vertes et rouges, l'autre pour les Algues brunes : les algues sont dites *polyphylétiques*. Les algues vertes, prises isolément, ne peuvent pas, non plus, être qualifiées de *monophylétiques*, car elles ne comprennent qu'*une partie* de leurs descendants, alors qu'elles ont aussi donné naissance aux Plantes terrestres : les algues vertes sont dites *paraphylétiques*.

Quoi qu'il en soit, la notion d'algues correspond à un *degré général d'organisation* – ou *grade* – des plantes vivant *de nos jours* en milieu aquatique; il en sera de même pour les bryophytes, les ptéridophytes, les protoangiospermes, plantes terrestres caractéristiques chacune d'un niveau d'évolution. Nous les examinerons dans des chapitres particuliers. Étudier chaque clade isolément, au nom de la monophylie, reviendrait à morceler inutilement le vivant.

Concrètement, on tente de classer le vivant en *catégories hiérarchisées* (des boîtes de rangement). L'usage est de nommer Embranchement (ou Phylum) les grandes divisions. À leur tour, les embranchements se subdivisent en classes, ordres et familles, éventuellement en sous-embranchements, sous-classes… Les diverses unités de la classification sont encore appelées taxons, ce qui a l'avantage de ne pas préciser le niveau hiérarchique du groupe que l'on considère : en effet un embranchement pour les uns n'est qu'un sous-embranchement pour les autres; une sous-famille, qu'une famille ou *vice versa*.

Par exemple la classe des Angiospermes[4] se scinde en protoangiospermes, Magnoliidées, Monocotylédones et Triporées; la sous-classe des Triporées comprend 38 ordres qui, à leur tour, se décomposent en de nombreuses familles.

Afin de savoir, à chaque fois, à quel niveau de subdivision l'on se trouve, des désinences particulières ont été fixées : ainsi les ordres se terminent en *ales*, les familles en *acées* (*aceae* en latin) :

Ex. : l'ordre des Rosales, la famille des Rosacées (*Rosaceae*).

Finalement, les familles contiennent un nombre plus ou moins élevé d'*espèces* groupées elles-mêmes en *genres*.

On ne définit pas, généralement, de groupement plus restreint que l'espèce. L'espèce, même si parfois on la subdivise en sous-espèces, variétés, est l'unité de base du naturaliste.

Nomenclature binômiale

Chaque espèce, depuis Linné[5], est désignée par deux mots latins; c'est ce que l'on appelle la *nomenclature binômiale*. Le premier est le nom de genre, le second le nom d'espèce.

4. Depuis peu (2009), les Angiospermes sont considérées comme une classe et non plus comme un embranchement
5. Linné établit la nomenclature binômiale d'abord pour les végétaux, puis l'étendit aux animaux.

Ex. : *Rosa canina* et *Rosa arvensis* sont deux espèces distinctes que l'on confond vulgairement sous le nom d'Églantier et qui appartiennent au genre *Rosa*.

De plus, pour être complet, le nom d'espèce est suivi par le nom, symboliquement abrégé (par ex. : L., pour Linné), du premier botaniste qui l'a nommée selon cette nomenclature binômiale[6].

Notion d'espèce

Critère de ressemblance

La notion d'espèce est d'abord intuitive et ne semble pas poser de problème. Nul ne penserait appeler un Prunier, un Pêcher et inversement : le Prunier, le Pêcher sont *deux espèces différentes*.

Cependant, si l'on regarde plus attentivement, on s'aperçoit que jamais un individu n'est exactement semblable à un autre; jamais un Prunier n'est rigoureusement identique à un autre Prunier, *mais les différences qui les séparent sont, en vérité, très faibles, secondaires, alors que celles qui séparent un Prunier d'un Pêcher, sont importantes, évidentes*.

En fait, on considérera l'espèce comme une collection d'individus entre lesquels *les différences sont faibles*, alors qu'entre deux espèces, les différences sont plus ou moins profondes.

C'est ce qu'on appelle le critère de ressemblance : « l'espèce est la collection des individus nés les uns des autres, ou issus de parents communs et de tous ceux qui leur ressemblent autant qu'ils se ressemblent entre eux » (Cuvier).

Le verbe *ressembler* doit être pris au sens large : les caractères biochimiques, physiologiques, cytologiques, sexuels, chromosomiques entreront en considération. L'identité de ces caractères sera suffisante pour se traduire en particulier par une fécondité indéfinie des individus issus les uns des autres.

C'est ce qu'on appelle le *critère d'interfécondité* souvent énoncé comme un second critère de l'espèce, mais qui n'est, en réalité, qu'une conséquence du critère de similitude.

Au regard de la biologie moléculaire, l'espèce se définit comme l'ensemble des individus susceptibles *d'échanger de l'information génétique*.

Il n'en reste pas moins que, pratiquement, *l'espèce est définie par des caractères morphologiques, qui sont seuls évidents et faciles à observer*. Comment, en effet, savoir quand on récolte deux plantes, si celles-ci sont issues l'une de l'autre ou de parents communs? Comment prouver qu'elles sont indéfiniment fécondes entre elles? Comment connaître rapidement leurs structures biochimiques? Il s'ensuit que la *notion concrète d'espèce*, basée essentiellement sur les caractères morphologiques visibles, est *empirique*.

Variabilité de l'espèce, notion d'évolution

Bien plus, l'espèce n'est pas suffisamment fixe pour se prêter à une définition rigoureuse. *L'espèce varie*; c'est presque un de ses caractères essentiels. L'espèce est en perpétuel devenir : Gaudry, paléontologiste français, la définit comme

6. Avant Linné, les noms scientifiques étaient composés de plusieurs mots (nomenclature polynômiale).

« *l'ensemble des individus qui ne sont pas encore assez différenciés pour cesser d'avoir des descendants communs* ».

Dès qu'une « barrière » empêche l'interfécondité des individus d'une même espèce (par exemple, un isolement géographique, un isolement saisonnier, une polyploïdisation des garnitures chromosomiques…), il se crée, plus ou moins rapidement, des variétés, voire des sous-espèces ou des espèces nouvelles ; c'est la *spéciation*.

L'espèce est ainsi en perpétuel mouvement et, si une espèce nous paraît stable, c'est que sa vitesse d'évolution est infiniment lente par rapport à la durée de nos observations.

En conclusion, la notion d'espèce n'est pas un concept statique mais un *concept dynamique*. Pour mieux cerner cette notion, il faudrait pouvoir retracer l'arbre généalogique de l'espèce, autrement dit, son *phylum*.

Pour la première fois, en 1965, des caractères moléculaires ont été utilisés pour retracer la phylogénie. Le critère de ressemblance porte alors sur les *séquences d'aminoacides* de protéines exerçant les mêmes fonctions : la comparaison des séquences homologues donne une idée de la *divergence* entre espèces. On peut ainsi tracer des arbres dichotomiques où la longueur des branches est proportionnelle au nombre des dissimilitudes entre deux espèces.

Cela suppose que les modifications moléculaires (remplacement d'un nucléotide par un autre au niveau de l'ADN, lequel code pour les protéines) se font à la même vitesse pour toutes les espèces (notion d'« horloge moléculaire »). En fait, certaines espèces évoluent plus vite que d'autres et il convient, pour avoir des données exploitables, d'en étudier un grand nombre. De plus, tout changement se traduisant par l'apparition d'une protéine aberrante a peu de chance de se maintenir : la *pression de sélection* conduit à garder les séquences performantes.

Dans les années quatre-vingt-dix, les techniques automatiques de séquençage, tant pour les acides aminés que pour les acides nucléiques (utilisation de l'ARN ribosomique 18S, du gène chloroplastique *rbc*L par exemple) ont permis le développement de la *phylogénie moléculaire*. Cette dernière ne constitue toutefois qu'un nouvel outil qui doit être confronté aux données provenant de l'étude des fossiles, de l'anatomie comparée, de la biochimie…

Classifications artificielles, naturelles et phylogénétiques

Le naturaliste, faute de pouvoir retracer l'histoire de chaque espèce prise individuellement, va cependant essayer de traduire cette notion d'évolution dans des *classifications dites phylogénétiques*.

Les anciennes, conçues selon l'idée de fixisme, étaient des *classifications artificielles*, fondées sur des caractères faciles à observer mais arbitraires, tel le nombre des étamines (Linné), ou dites *naturelles* (B. de Jussieu) et réunissant dans des groupes communs les végétaux qui présentent entre eux un nombre plus ou moins élevé de ressemblances profondes.

Les classifications que l'on établit maintenant tentent de *rétablir l'enchaînement des groupes*, des plus primitifs aux plus évolués.

Par exemple, on dira que les Gymnospermes, à ovules nus, sont plus primitives que les Angiospermes à ovules enclos, mais cela ne veut pas dire que les Angiospermes dérivent directement des Gymnospermes, mais bien d'ancêtres communs aujourd'hui disparus et dont, dans certains cas, l'étude des fossiles nous donne une idée.

La cladistique est une méthode de classification basée sur l'analyse des caractères primitifs et évolués visant à traduire les relations phylogénétiques. Le *clade* est une lignée évolutive (voir plus haut). Un *cladogramme* (fig. 2.1) correspond à plusieurs clades successivement emboîtés. Les bifurcations (ou nœuds) correspondent à l'acquisition d'un nouveau caractère (par exemple l'apparition de chlorophylle b, pour les Chlorobiontes). Ces bifurcations doivent être les moins nombreuses possibles (principe de *parcimonie*) de façon à rechercher le cladogramme le plus simple donnant de l'évolution l'idée la plus efficace. Lorsqu'un nœud possède plus de deux branches-filles, la multifurcation[7] signifie que les parentés phylogénétiques précises ne sont pas résolues. La présentation dans un cladogramme des relations entre taxons sous forme dichotomique ne signifie pas que l'évolution fonctionne toujours par dichotomie. En fait la dichotomie est la seule approche possible pour comparer (et notamment quantifier) les relations de parentés. Ainsi, le cladogramme ne correspond-il pas toujours à une filiation généalogique; il implique simplement que les groupes qui se trouvent sur des branches voisines ont un ancêtre commun.

Malgré l'emploi de l'informatique (utilisation d'algorithmes) pour réaliser les cladogrammes les plus ramassés (analyse de parcimonie), les réversions (*cf.* légende de la fig. 5.1, p. 24) ou les convergences évolutives ne sont pas toujours évidentes à interpréter. Le cladogramme n'étant que l'expression d'une hypothèse de parenté, peut toujours être remis en cause par une nouvelle interprétation, l'adjonction d'un fossile…

7. Sur un cladogramme, la multifurcation donne un aspect en rateau, comme par exemple sur la figure 2.1.

3 Embranchement des Embryophytes

Les Embryophytes sont typiquement des Plantes terrestres[8].

L'habitat terrestre se traduit au niveau de l'appareil végétatif par des *rameaux dressés* (*cormus* en grec, d'où le nom de Cormophytes donné également aux Plantes terrestres), par l'apparition de nouvelles molécules protectrices, *cutines*, *sporopollénines*, *anthocyanes* ; au niveau de l'appareil reproducteur et du cycle de développement, par des organes nouveaux, *anthéridie*, *archégone*, *embryon*.

Axes aériens dressés

Les plantes aquatiques peuvent se contenter de structures foliacées, filamenteuses, cordiformes ou *thalles*, flottant au sein de l'eau (et qui en son absence, s'appliqueraient sur le fond). Faute de pression d'Archimède l'habitat terrestre se traduit par des structures rigides, souvent ramifiées et feuillées[9], favorisant la captation de la lumière et les échanges gazeux. Cette tendance apparaît chez les bryophytes où, à côté de formes rampantes du type thalle, se rencontrent des formes dressées ayant l'aspect d'une petite plante avec « tiges » et « feuilles ».

De véritables *tiges*, de véritables feuilles et des racines n'apparaîtront cependant que chez les Trachéophytes avec l'acquisition d'un *appareil vasculaire* assurant la circulation des liquides entre le sommet de la plante et sa base, fixée dans le sol par les racines : chez les plantes aquatiques primitives, baignant dans l'eau, un tel appareil conducteur n'était pas nécessaire quelle que soit l'importance acquise par la plante.

Cutines, sporopollénines, anthocyanes

Les épidermes, pour éviter une rapide dessiccation, se recouvrent d'une *cuticule*, couche vernissée hydrophobe riche en *cutines*. De même, le cytoplasme particulièrement fragile des spores[10] mâles est protégé par de nouvelles molécules très résistantes imprégnant la paroi, les *sporopollénines*. De plus, les épidermes, pour éviter l'action nocive des rayons ultraviolets synthétisent des molécules-écran, les *anthocyanes*.

---

8. Les plantes dites terrestres comprennent aussi des espèces aquatiques mais s'opposent ici aux algues.
9. Les feuilles d'un hêtre de 25 m de haut, si elles étaient soudées en une seule lame, formeraient une « voile » d'environ 1 200 m^2 !
10. Les spores des Embryophytes sont des spores méiotiques ou méiospores, formées par réduction chromatique (*cf.* p.15)

Anthéridies, archégones

Les gamètes et les spores, au lieu d'être formés dans des cellules, directement au contact de l'eau (gamétocystes et sporocystes des algues), le sont désormais dans des organes formés d'une *enveloppe de cellules protectrices*. Ces structures sont appelées *gamétanges* et *sporanges*. Par exemple, dans un gamétange, la cellule à l'origine des gamètes donne d'abord naissance à un certain nombre de cellules d'enveloppe lesquelles protègent les gamètes du milieu extérieur, puis la ou les cellules-mères centrales engendrent les gamètes proprement dits (fig. 3.1). La différenciation des sporanges, producteurs des spores se fait selon des modalités voisines.

Le gamétange mâle est appelé *anthéridie* : le gamétange femelle *archégone*, d'où le nom de Plantes à archégones également donné aux Embryophytes.

Embryon, cycle de développement

Chez les Embryophytes, l'œuf ou zygote à 2*n* chromosomes, au lieu de donner immédiatement naissance à quatre spores chacune à l'origine d'une nouvelle plante haploïde à n chromosomes, comme chez de nombreuses algues vertes, ne le fait qu'après un certain temps. Ce retard permet au

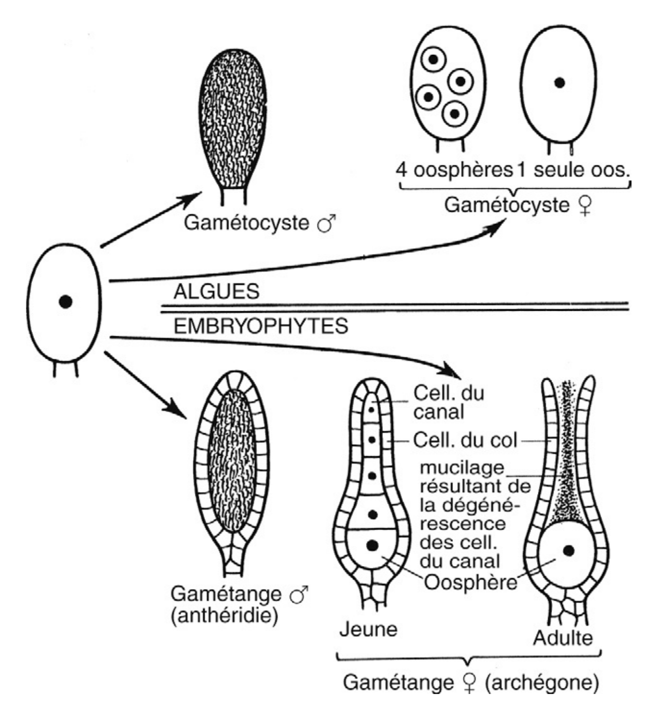


Fig. 3.1.
Formation comparée des gamétocystes et des gamétanges.

zygote de *se développer en un ensemble tissulaire diploïde à 2n chromosomes* ou *embryon* (du grec *embruon*, fœtus) d'où le nom du taxon.

Au cours de l'évolution des Embryophytes, ce retard va devenir de plus en plus grand. L'*alternance* d'une génération diploïde, appelée *sporophyte* (laquelle débute par la formation de l'embryon et se termine par la production des spores) et d'une génération haploïde appelée *gamétophyte* (laquelle assure la formation des gamètes) devient une caractéristique fondamentale du *cycle de développement* des végétaux terrestres (voir Cycles fig. 4.2, fig. 6.4, fig. 6.8, fig. 8.2, fig. 8.7).

De plus, le jeune embryon se développe en *parasite* sur le gamétophyte. C'est là une nouvelle conséquence de l'habitat terrestre : un milieu aquatique pouvait permettre le développement autonome d'une jeune structure, pas le milieu terrestre beaucoup plus hostile (dessiccation, rayonnement ultra-violet…).

Caractères hérités

Les Embryophytes sont issus d'algues vertes présentant un cycle à dominance haploïde : leurs ancêtres communs sont les *Charophytes*[11], algues en forme de prêle de 20 cm à 1 m. Les Embryophytes ont hérité des algues vertes l'*oogamie* (le gamète femelle ou *oosphère*, devenu immobile et porté par la plante, est fécondé par des *anthérozoïdes*, petits, nombreux et flagellés) ; au point de vue biochimique, la synthèse de la cellulose grâce à un *complexe en rosette* et celle de dérivés phénoliques ; au point de vue cellulaire, les *peroxysomes*, organites qui métabolisent l'acide glyoxylique et améliorent l'efficacité de la photosynthèse, l'absence de *centriole* et la *disparition* de la membrane nucléaire lors de la mitose, la séparation des cellules-filles à la télophase grâce à un *phragmoplaste*. Les Embryophytes partagent avec les Charophytes l'acquisition de *plasmodesmes* assurant des communications intercellulaires, la croissance en longueur des axes végétatifs par une *cellule apicale*.

11. Les Embryophytes sont donc des Charophytes : si ces derniers sont considérés comme un embranchement, alors les Embryophytes en sont un sous-embranchement.

Classification

Les Embryophytes rassemblent les Plantes terrestres ou Plantes à archégones (fig. 3.2).

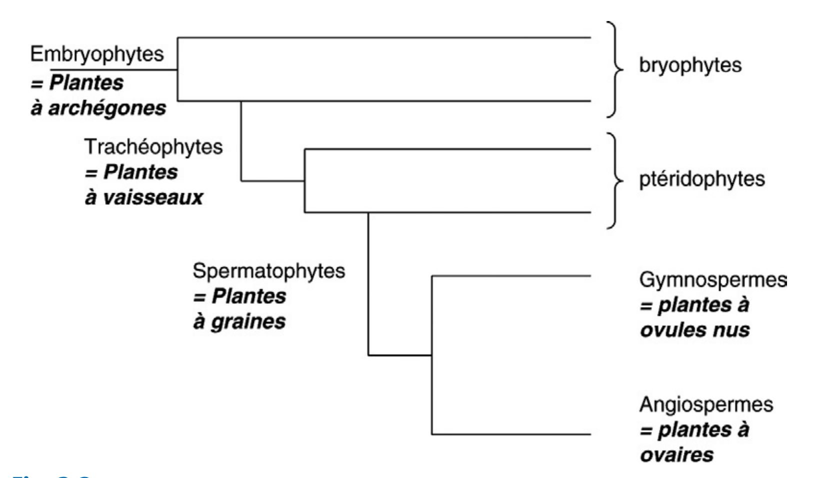


Fig. 3.2.
Schéma de la classification des Embryophytes.
Les bryophytes et les ptéridophytes sont paraphylétiques ; les Gymnospermes et les Angiospermes sont monophylétiques.

4 Grade des bryophytes = mousses et alliées

Caractères généraux

Les bryophytes (du grec *bruon*, mousse et *phuton*, plante) constituent le grade basal des Embryophytes ; ils comprennent :

- d'une part, les *Mousses* (fig. 4.1 et 4.2) *Polytrics* et *Sphaignes* ;
- d'autre part, les *Hépatiques* (fig. 4.4) et les *Anthocérotes*.

Les premières ressemblent à de toutes petites plantes feuillées ; chez les secondes, on rencontre des lames foliacées plus ou moins complexes qui rappellent le thalle des algues.

On connaît environ *25 000 espèces* de bryophytes.

Ce sont de *petites plantes* de stations humides et marécageuses ; elles abondent surtout dans les zones boréales et alpines et occupent souvent des emplacements que les autres plantes, plus exigeantes ne sauraient coloniser : elles constituent ainsi une part importante de la florule des rochers et des troncs d'arbres.

Les Sphaignes sont l'élément dominant des *tourbières acides*, sortes de marécages typiques des régions tempérées froides.

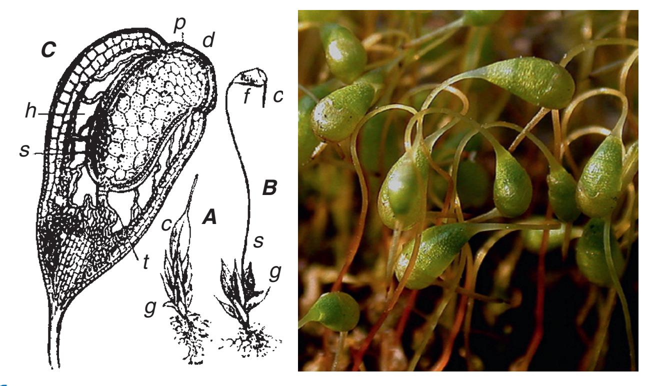


Fig. 4.1.
Funaire hygrométrique.
A : jeune sporogone dont on ne remarque que la coiffe *c*, au sommet d'une tige feuillée *g*. B : sporogone développé : on distingue la soie *s*, la capsule *f* et le résidu de la coiffe *c*. C : coupe longitudinale de la capsule ; *t* : tissu stérile de la base, *s* : assise des cellules-mères de spores, *h* : lacune aérifère, *c* : columelle, *d* : opercule, *p* : péristome. En photo : sporogones développés.

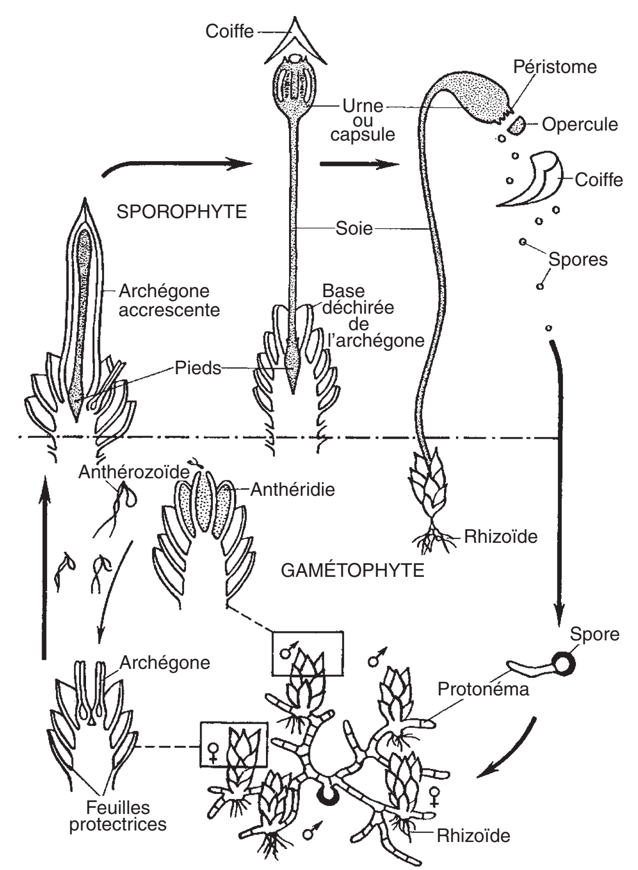


Fig. 4.2.
Cycle de développement de la Funaire hygrométrique.

Les *Mousses* forment, dans les sous-bois frais, au voisinage des cours d'eau et des fontaines, d'abondants « tapis ». Parmi elles, on peut citer la *Funaire hygrométrique* (fig. 4.1 et 4.2), qui tire son nom de la sensibilité de l'appareil reproducteur aux variations du degré hygrométrique.

En définitive, l'aspect des bryophytes est varié mais, quelles que soient leurs formes, toutes naissent, croissent et se reproduisent suivant le même processus. Autrement dit, tout ce groupe de plantes est essentiellement caractérisé par son *cycle de développement*.

Cycle de développement

Description

Une spore à *n* chromosomes, petite masse sphérique et unicellulaire, émet un *protonéma* (de *protos*, premier et *nema*, fil) chlorophyllien, filamenteux ou lamellaire (fig. 4.2) dont la structure rappelle une algue verte.

Sur ce protonéma naissent des *bourgeons*[12] *qui forment soit des tiges feuillées* (Mousses, Sphaignes), *soit une lame ou thalle* (Hépatiques), puis le protonéma, organe transitoire, disparaît[13].

Quand la tige feuillée (ou le thalle) a pris un développement suffisant, il apparaît, généralement protégés par quelques replis ou feuilles, des *organes mâles ou anthéridies* et des *organes femelles ou archégones* (dans les espèces monoïques, les mêmes pieds portent des organes mâles et femelles; dans les espèces dioïques, ce sont des pieds différents).

Les anthéridies, sphériques ou allongées, contiennent les *anthérozoïdes*[14], gamètes mâles toujours biciliés.

Les archégones, en forme de bouteille à long col allongé, contiennent le gamète femelle ou *oosphère*.

Les anthérozoïdes mûrs, libérés de l'anthéridie par gélification et rupture de la paroi, sont entraînés par les gouttes d'eau dans lesquelles ils se déplacent : à ce moment, l'organe femelle est ouvert au sommet et les cellules placées dans l'axe du col sont résorbées, laissant un canal, rempli de matière mucilagineuse, riche en glucose, laquelle attire par chimiotactisme les anthérozoïdes, leur permettant d'arriver jusqu'à l'oosphère.

Les noyaux mâle et femelle, à *n chromosomes*, fusionnent en donnant un *œuf* ou *zygote à 2n chromosomes*, lequel se divise *aussitôt* et se transforme en un jeune *sporogone*, tandis que la partie ventrue de l'archégone, continuant sa croissance, constitue une enveloppe qui le protège.

Le *sporogone* (fig. 4.3) *se compose* :

- d'un *pied*, organe qui lui permet de rester fixé sur la plante feuillée ou le thalle;
- d'un *pédicelle* ou *soie*, plus ou moins allongé, qui porte à son extrémité un sporange ou capsule[15] s'ouvrant soit par un couvercle ou *opercule*, soit par des valves, libérant ainsi les *spores*. Ces spores se forment *après une réduction dite chromatique* (R.C.) *qui réduit le nombre des chromosomes de 2n à n* :

$$\text{x cellules mères des spores} \xrightarrow{\text{R.C.}} \text{4 x spores (haploïdes)}$$

Les spores sont entourées d'une enveloppe commune de callose[16] correspondant à la paroi de la cellule mère. L'individualisation de chacune des

12. Ce fait explique que de nomhreuses bryophytes, notamment les Mousses, se développent en touffes, le même protonéma donnant naissance à plusieurs tiges feuillées.
13. Le protonéma est rudimentaire ou même absent chez les Hépatiques.
14. Les Anglo-saxons privilégient le terme de *spermatozoïde* comme pour les animaux.
15. L'organisation de la capsule des Mousses (fig. 4.1) est plus complexe. Notamment l'opercule en tombant démasque un orifice circulaire bordé d'une ou deux couronnes d'appendices, le *péristome*; par temps humide les dents du péristome se rabattent et obturent la capsule : par temps sec, elles se retournent vers l'extérieur et permettent la dispersion des spores.
16. Chez quelques bryophytes on trouve à la place de la callose (substance amorphe proche de la cellulose), des polyosides acides jouant le même rôle, mais très vite la callose s'imposera comme filtre isolant les tétraspores de l'influence du sporophyte. À l'inverse, les tétraspores communiquent entre elles par des plasmodesmes, ce qui assure le synchronisme de leur développement.

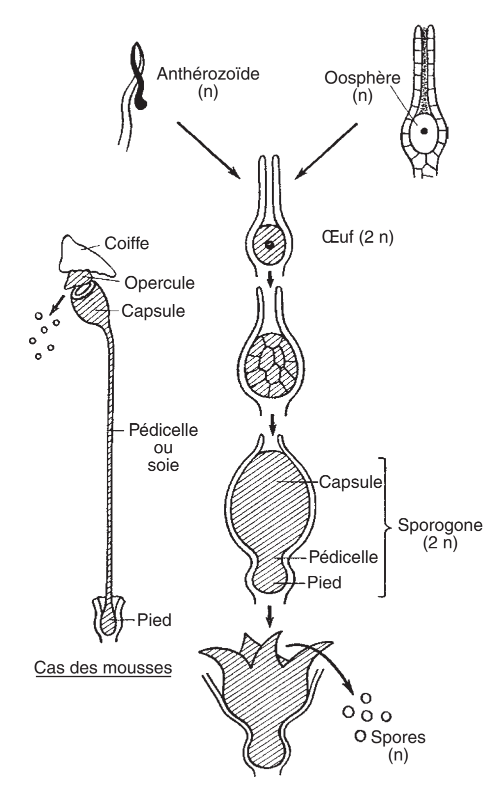


Fig. 4.3.
Formation du sporogone chez les Mousses.
Les parties correspondant au sporophyte sont hachurées.

spores, laquelle précède leur dispersion, est assurée par une glucanase, enzyme hydrolysante.

Chaque spore possède une paroi double :

- une à l'extérieur, *l'exine* épaisse, cutinisée à sporopollénine ;
- à l'intérieur, *l'intine* mince et cellulosique.

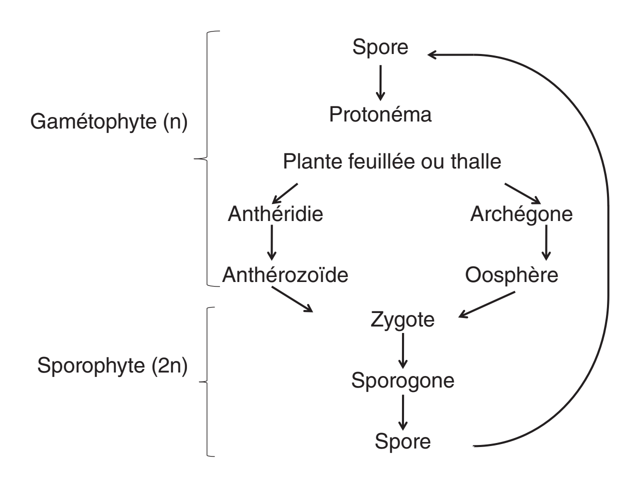
Tombées sur le sol, les spores germent si les conditions leur sont favorables (chaleur, humidité…) :

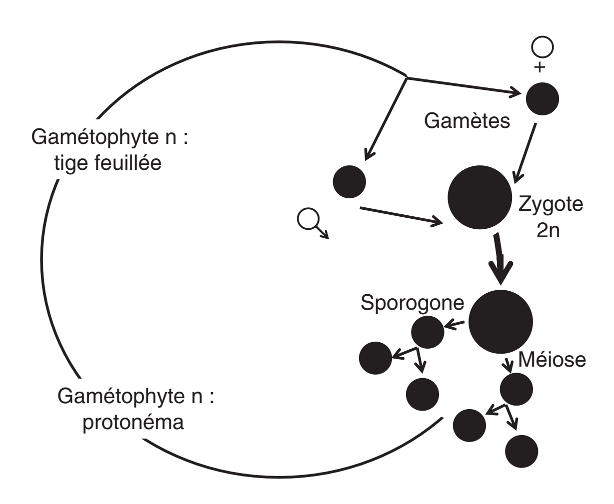
- l'exine éclate ;
- l'intine s'allonge, fait hernie hors de l'exine ;
- le noyau de la spore se divise, donnant bientôt naissance à un nouveau protonéma.

La séparation des sexes peut se faire dès la formation des spores, les unes donnant naissance à des individus adultes porteurs d'organes mâles, les autres à des adultes porteurs d'organes femelles. Le plus souvent elle se fait sur le protonéma dont certains bourgeons se différencient en individus mâles et d'autres en individus femelles. Enfin, elle peut n'avoir lieu qu'au stade de la plante adulte sur laquelle se différencient à la fois des anthéridies et des archégones.

Chez les Mousses (fig. 4.3 à gauche) proprement dites, le sporogone s'allonge très fortement : l'enveloppe formée par l'archégone – bien qu'accrescente – se rompt et sa partie supérieure entraînée forme une *coiffe* sur le sommet du sporange, appelé communément *urne* ou *capsule*.

On résumera ainsi les différents stades du cycle reproducteur des bryophytes :





Particularités du cycle de développement

Trois points sont à souligner :

1. ***La fécondation est aquatique*** – Le déplacement des anthérozoïdes ciliés jusqu'à l'oosphère nécessite la présence d'eau, ce qui lie les bryophytes aux lieux *humides*.

Ainsi, les bryophytes qui ont été au cours de l'évolution les premières plantes vraiment terrestres, gardent encore, dans leur *cycle reproductif*, la trace de leur origine aquatique.

Il est d'ailleurs à remarquer qu'au cours de l'évolution, les innovations portent d'abord sur l'appareil végétatif (passage ici, du thalle à un axe dressé) tandis qu'une grande fixité s`observe au niveau de l'appareil reproducteur (maintien des anthérozoïdes ciliés) comme si la nature craignait de modifier trop rapidement les mécanismes de la reproduction, fonction essentielle de la survie du groupe.

2. ***La phase diploïde (sporophyte) est très courte, réduite au sporogone*** (fig. 4.3); de plus, elle reste en relation physiologique étroite avec le gamétophyte sur lequel elle se développe.

3. ***Le gamétophyte est représenté par des organes végétatifs peu différenciés***.

Les organes végétatifs sont à *n* chromosomes, ce qui limite leur importance : en effet, les structures vivantes à *n* chromosomes sont généralement *de petite taille et peu différenciées.*

Les bryophytes n'échappent pas à cette règle : ce sont des plantes de quelques centimètres[17], en général peu différenciées et dépourvues de racines, la fixation au sol étant assurée par de fins filaments, les *rhizoïdes*.

Classification

La figure 4.4 montre l'emboîtement successif des trois sous-embranchements : les Hépatiques ou Marchantiophytes, les Anthocérotes ou Anthocérophytes et les Mousses au ou Bryophytes; ce dernier est le groupe frère des Plantes vasculaires ou Trachéophytes.

Les **Hépatiques** (9 600 espèces) ont, pour deux tiers d'entre elles, un aspect feuillé, comme les mousses; les autres se limitent à une *lame foliacée* ou thalle

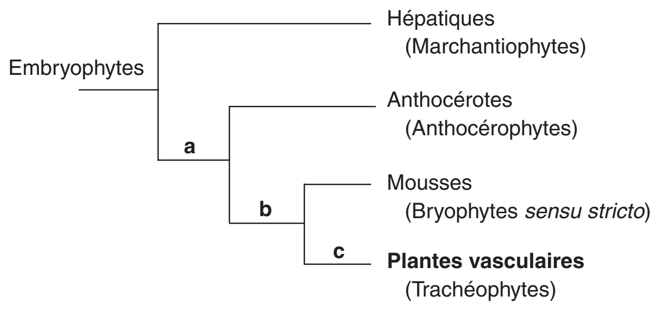


Fig. 4.4.
Cladogramme des bryophytes.
a : premiers stomates; b : apparition d'ébauches d'éléments conducteurs; c : sporophyte dominant et ramifié.

17. Quelques espèces géantes, sous les tropiques, dépassent toutefois 1 m. de longueur.

qui présente souvent des lobes comme un foie, d'où leur nom (fig. 4.5 du *Marchantia*). Il n'y a pas de stomates, ni sur le sporogone, ni sur le thalle, bien que des pores permettent les échanges gazeux chez plusieurs espèces. Un marqueur chimique, l'acide lunatique, caractérise le groupe.

Les **Anthocérotes**, petit groupe d'une centaine d'espèces longtemps rattaché aux Hépatiques, marqué par l'apparition des stomates aussi bien sur le gamétophyte que sur le sporophyte ; l'archégone, très protégé, est inclus dans les tissus du gamétophyte ; le sporophyte est capable d'une certaine croissance en hauteur grâce à un méristème basal. Comme les algues et à la différence des Mousses et Hépatiques, ils ne synthétisent pas d'anthocyanes.

Les **Bryophytes**[18] comportent les **Polytrics**, les **Mousses** proprement dites (15 000 espèces) et les **Sphaignes** (150 espèces) ; ce clade est marqué par l'apparition d'ébauches de tissus conducteurs.

Dans tous cas, la plante prend ici l'aspect d'une tige feuillée. *C'est une apparence*, tige et feuilles ne sont pas comparables à celles des autres végétaux terrestres.

- Il s'agit d'abord d'un gamétophyte, phase dominante du cycle des bryophytes.
- La « tige » est un *simple cordon* revêtu d'un épiderme faiblement cutinisé. Des cellules allongées, les *hydroïdes* spécialisées dans le transport de l'eau et les *leptoïdes* dans celui des molécules issues de la photosynthèse, apparaissent seulement chez certaines Mousses tropicales et les Sphaignes.
- Les « feuilles » sont de *simples émergences* de la tige constituées d'une seule assise de cellules chlorophylliennes, excepté dans la région médiane ou deux ou trois épaisseurs de cellules simulent une nervure. « Tige » et « feuille » sont dépourvues de stomates. Des anthocyanes assurent une protection contre les U.V., mais leur variété structurale est encore faible.
- Petite taille et faible différenciation sont liées. Chez ces plantes où il n'y a ni racines permettant d'aller chercher en profondeur l'eau et les sels minéraux, ni stomates assurant par transpiration un mouvement des liquides, seule la capillarité intervient. Cette dernière ne peut avoir lieu que sur quelques centimètres et en présence d'un film liquide baignant au moins les parties inférieures de la plante. Les Mousses seront ainsi de petite taille et localisées aux lieux humides et cela d'autant plus que leur reproduction par anthérozoïdes ciliés dépend de l'eau.
- En revanche, le sporogone (fig. 4.1 et 4.3), organe à 2*n* chromosomes, présente un épiderme muni de stomates et, au niveau de la soie, une ébauche de tissu conducteur.

Écologie et importance des bryophytes

L'importance écologique des bryophytes a longtemps été sous-estimée. Présentes aussi bien dans les régions arctiques que dans les forêts tempérées et

18. Il s'agit ici du clade des Bryophytes (au sens strict) et non du grade des bryophytes (aus sens large).



Fig. 4.5.
Bryophytes.
A et B. **Marchantia**. A : *fragment de « thalle » portant un anthéridiophore produisant des anthéridies*. B : *Archégoniophore portant les archégones puis les sporophytes*, encore plus réduits que chez les mousses. Chez les Hépatiques, les spores sont entremêlées de filaments stériles (détail en jaune, B') ou *élatères* (du grec, *elatêr* : qui disperse) : ce sont des cellules mortes pourvues d'épaississements en spirale et capables de brusques mouvements de détente qui assurent la dissémination des spores. C : **Sphaigne** avec sporocarpe porté par un pied court. D : **Mousse** argentée portant des sporocarpes verts surmontés d'une coiffe orangée.

tropicales (riches en espèces épiphytes), elles y *stockent l'eau* par capillarité ; en montagne elles interviennent dans la fonte des neiges.

Certaines bryophytes colonisent des lieux particulièrement arides, comme les toits, des pentes montagneuses… Cette apparente contradiction s'explique par une particularité remarquable, la *reviviscence*, c'est-à-dire de pouvoir se déshydrater et s'hydrater de façon réversible. Cette particularité se rencontre chez quelques êtres vivants comme les Infusoires, les Rotifères ; nous ne la retrouverons pratiquement plus chez les plantes supérieures[19].

Les tourbières acides, qui couvrent plus de un pour cent de la surface terrestre sont le domaine des Sphaignes. Ces « plantes-éponges » retiennent jusqu'à 7 fois leur poids d'eau ; elles vivent en colonies et leurs débris mal décomposés (en raison du froid, de la faible oxygénation, de l'acidité du milieu…) forment, compactés, des épaisseurs de *tourbe* pouvant atteindre plusieurs mètres. La tourbe séchée est utilisée pour le chauffage ; en horticulture pour l'amendement des sols… L'exploitation de ces ressources non renouvelables, le drainage, le boisement et l'apport d'engrais dans les champs environnants, on fait disparaître de nombreuses tourbières à Sphaignes et leur flore originale.

Les bryophytes ont sans doute été, au Silurien, les premières plantes à passer de l'eau à la terre ferme ; elles jouent encore ce rôle pionnier dans certaines conditions extrêmes, ombrage en sous-bois, substrats très pauvres et humides, rochers, écorces, souvent accompagnées de lichens avec lesquels elles initient la formation d'humus.

De nombreuses espèces, sensibles aux variations de l'environnement, se comportent comme des *bioindicateurs* ou des *bioaccumulateurs* de la pollution.

19. Quelques rares Angiospermes, telle la Ramondie des Pyrénées (Gesnériacées) sont reviviscentes.

5 Sous-embranchement des Trachéophytes ou Plantes vasculaires

Les Trachéophytes (du grec *trakheia*, conduit raboteux), encore appelés Rhizophytes (du grec *Rhiza*, racine) forment le clade le plus évolué des Embryophytes. *Le sporophyte est ici dominant* et représente la plante *feuillée* qui acquiert rapidement son indépendance vis-à-vis du gamétophyte ; il porte, à maturité, de nombreux *sporanges* ; il possède un appareil conducteur[20] assurant la circulation des liquides ou sèves :

- les vaisseaux du *xylème* (réunis en *faisceaux vasculaires*[21]) assurent la circulation de l'eau puisée dans le sol (sève brute) des parties souterraines vers les parties aériennes de la plante ;
- les tubes criblés du *phloème* (réunis en *faisceaux criblés*) servent à la circulation de la *sève élaborée* des parties assimilatrices (feuilles) vers les autres régions (fleurs, fruits, tronc, racines).

Les vaisseaux du xylème présentent des épaississements de *lignine* : cette substance, très résistante à la compression et hydrophobe, résulte de la polymérisation de composés aromatiques.

La synthèse de la lignine par les Plantes vasculaires apparaît comme une étape fondamentale de l'évolution du règne végétal. Les premières Plantes vasculaires (fig. 5.1) sont apparues il y a environ 400 millions d'années.

L'acquisition d'un appareil conducteur a pour conséquences :

1. La présence de racines qui apparaissent pour la première fois (dans les groupes précédents, les filaments qui en ont la forme extérieure sont de simples files de cellules ou rhizoïdes).

L'existence de plantes terrestres élevées ne peut en effet être assurée que par un appareil radiculaire allant puiser plus ou moins profondément l'eau et les sels minéraux présents dans le sol. Or dans les milieux terrestres, la disponibilité en eau est souvent faible et surtout présente des variations très importantes ; les sels minéraux, contrairement à ceux des milieux aquatiques, sont essentiellement présents sous forme de complexes insolubles.

20. On appelle *appareil* l'ensemble des tissus qui ont tous la même fonction, que ces tissus soient eux-mêmes ou non regroupés en organes bien individualisés.
21. Lorsque les faisceaux vasculaires et criblés sont superposés, comme dans la structure primaire de la tige, on parle de *faisceaux cribo-vasculaires* (du latin *criblum*, crible). Xylème vient du grec *xulon*, bois et phloème du grec *phloios*, écorce.





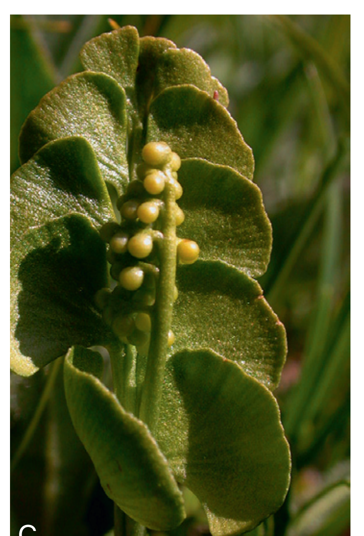


Fig. 5.1.
Plantes vasculaires.
A : *Cooksonia* (reconstitué), espèce fossile, apparue au Silurien. C'est le premier végétal vasculaire connu ; il n'avait ni feuille, ni racine, seulement des axes dichotomes portant des sporanges à l'extrémité des rameaux.
B : *Psilote*, fougère tropicale. Du rhizome vivant dans l'humus et ne possédant que des rhizoïdes s'élèvent des tiges à ramifications dichotomes. Cette espèce de la flore actuelle donne une idée de l'aspect que devaient présenter les premiers Trachéophytes. Les données moléculaires rapprochent toutefois cette espèce des Botryches (C), sortes de petites fougères curieuses de nos régions (sur pelouses acides) à deux frondes ; une fertile, constituée de gros sporanges et une autre, chlorophyllienne. La structure du *Psilote*, qui mime celle du *Cooksonia*, résulte en fait d'une *réversion*.

Ces conditions très sévères, n'ont pu être surmontées par les premières Plantes vasculaires que par la *symbiose* avec des champignons à siphons, les seuls présents au Silurien : l'association racines-filaments mycéliens – appelée ici *mycorhize* – augmente fortement le contact avec le sol et permet la solubilisation de nombreux éléments minéraux.

C'est l'addition des deux génomes préexistants (plante, champignon) qui a permis une adaptation aux conditions terrestres qu'aucun des deux partenaires n'aurait pu réaliser individuellement.

2. La formation des feuilles, expansions aplaties parcourues par un appareil conducteur.

Les feuilles portent – surtout sur leur face inférieure – de nombreux petits orifices ou *stomates* par lesquels s'évapore la plus grande partie de l'eau puisée dans le sol. Cette évaporation assure, de proche en proche, comme dans une mèche, la montée de l'eau : l'appel foliaire est le principal facteur de la montée de la sève brute.

Le passage de l'eau et des sels minéraux venant du sol est contrôlé au niveau d'une assise cellulaire particulière appelée *endoderme* : un dépôt de lignine oblige eau et sels minéraux à transiter à travers le cytosol des cellules endodermiques.

L'endoderme, présent dans les racines, l'est également dans les tiges souterraines telles que les rhizomes; il joue le rôle d'une pompe refoulante, appelée poussée radiculaire, assurant le mouvement de la sève brute, lors de la mise en route de la végétation au printemps (lorsque les feuilles n'ont pas encore débourré) ou lorsque le degré hygrométrique (au lever du jour par exemple) ne permet pas l'évaporation au niveau du feuillage.

La présence de stomates et celle d'un endoderme sont ainsi *directement liées* à l'acquisition d'un appareil conducteur.

L'existence de tissus conducteurs s'accompagne de l'individualisation d'autres tissus : tissus de revêtement comme l'épiderme recouvert d'une *cuticule protectrice*, tissus parenchymateux, tissus spécialisés comme le tissu sécréteur…

Cette organisation complexe des Plantes vasculaires (nombreux tissus; différenciation en racines, tiges, feuilles et en appareil reproducteur [épis sporangifères, cônes, fleurs…]) est rendue possible par des zones de croissance très spécialisées ou *méristèmes* lesquels assurent la multiplication cellulaire et la différenciation de leurs différentes parties[22]. On distingue (fig. 5.2) :

- les *méristèmes primaires ou apicaux* situés aux extrémités des racines et des tiges et qui assurent la croissance en longueur;
- les *méristèmes secondaires*, sortes de manchons circulaires parcourant les tiges et les racines, qui sont responsables de la croissance en épaisseur des arbres et des arbustes.

22. Les tissus et organes des plantes vasculaires sont étudiés en travaux pratiques. L'étudiant trouvera un exposé simple et suffisant les concernant dans *L'Atlas de Biologie végétale. Organisation des plantes à fleurs* par J.-C. et F. ROLAND -2008 (Dunod).

Le *cambium* ou zone génératrice libéro-ligneuse est à l'origine du *bois* ou *xylème secondaire* et du *liber* (du latin *liber*, livre : le liber en coupe a un aspect feuilleté) ou phloème secondaire. C'est à la fin du Dévonien, l'apparition du cambium (il était alors unidirectionnel et ne fabriquait que du xylème) qui a permis la formation des premiers végétaux arborescents, aujourd'hui disparus, tels que les Lépidodendrons (ptéridophytes de 10 à 20 mètres à tronc écailleux et branches ramifiées dichotomiquement), les Calamites (évoquant des Prêles arborescentes)…

Le *phellogène* (du grec *phellos*, liège) ou *assise génératrice subéro-phellodermique* donne naissance au *liège* (*suber* en latin) dont les propriétés protectrices et isothermes ont permis l'extension des arbres aux régions froides ou dans les régions soumises à des incendies fréquents.

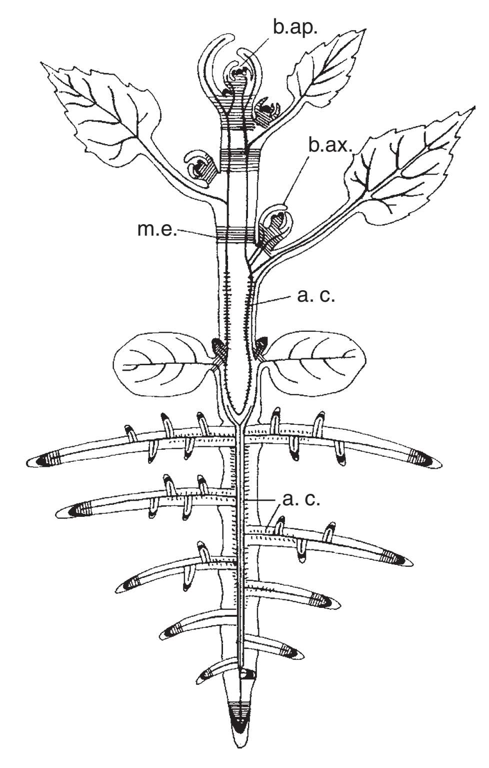


Fig. 5.2.
Méristèmes des Trachéophytes.
En noir, les régions encore « embryonnaires » ; en hachuré, les régions à activité méristématique persistante (méristèmes primaires et assises génératrices), *b. ap.*, bourgeon apical ; *b. ax.*, bourgeon axillaire ; *me*, méristèmes persistants dans les entre-nœuds de la tige et assurant l'accroissement intercalaire de ces entre-nœuds ; *ac*, activité cambiale dans les parties âgées de la tige, de la racine principale et des racines latérales, correspondant au fonctionnement du cambium.

On peut remarquer que cette organisation complexe a eu lieu chez des tissus à *2n* chromosomes qui seuls semblent permettre une différenciation importante. La diploïdie permet l'accumulation des mutations d'abord stockées sous forme de caractères récessifs et qui ne se révèlent que lorsqu'un heureux assortiment d'entre elles s'est réalisé.

Les Trachéophytes comprennent les **ptéridophytes** et les **Spermatophytes**.

6 Grade des ptéridophytes = fougères et alliées

Caractères généraux

Les ptéridophytes (du grec *pteris* : fougères) forment un grade qui correspond aux Trachéophytes basaux (environ 10 400 espèces) ; ce sont souvent des plantes vivaces par une tige souterraine horizontale – ou rhizome – qui vivent dans les lieux frais et ombragés.

Le Polypode, la Fougère mâle (fig. 6.1), que l'on rencontre dans les sous-bois de nos régions, en sont de bons exemples.

De nombreux ptéridophytes habitent également les forêts tropicales humides et peuvent alors devenir arborescents ou épiphytes. De façon plus précise, on distingue (fig. 6.2) :

- les *fougères* proprement dites dont les feuilles sont de grande taille et présentent un aspect extrêmement varié allant du simple ruban (ex. : Scolopendre) à la feuille la plus délicatement découpée (ex. : Fougère femelle) ;
- *le groupe frère, les Lycophytes* avec les *Lycopodes* (fig. 6.3) et les *Sélaginelles* (fig. 6.7), et le groupe des *Prêles* (fig. 6.6)… présentent des feuilles petites et pourvues d'une seule nervure. Les premières sont alternes, les suivantes sont verticillées.

Finalement l'aspect des ptéridophytes *est très varié* et, comme pour les bryophytes, c'est avant tout leur cycle de *développement* qui les caractérise.

Cycles de développement

Description

Une spore, à *n chromosomes*, germe en donnant un *organe de petite taille* (les structures à n chromosomes sont réduites ; *cf.* les Mousses) formé généralement d'une lame verte[23] de quelques millimètres fixée au sol par des rhizoïdes : c'est le *prothalle, organe indépendant* (par sa chlorophylle) et transitoire sur lequel apparaissent (généralement sur la face inférieure tournée vers le sol) les éléments reproducteurs à *n chromosomes* ou *gamètes* (fig. 6.4).

Les anthérozoïdes ciliés sont contenus dans des *anthéridies* très semblables à celles des bryophytes, mais non pédonculées. *L'oosphère* est contenue dans un *archégone*, là encore en forme de bouteille mais de structure simplifiée, par

23. Parfois cylindrique (Ophioglosse) ou filamenteuse ; parfois sans chlorophylle mais mycotrophe en symbiose avec un champignon (Lycopode).



Fig. 6.1.
Fougère mâle.
A : aspect général de cette espèce. B : jeunes frondes encore enroulées en crosse. C : face inférieure d'une pinnule, portant des indusies en forme de rein recouvrant les sporanges.

rapport aux bryophytes et dont la partie renflée, ou ventre, est enfoncée dans les tissus du prothalle. L'évolution est ici simplificatrice.

En présence d'eau, les anthérozoïdes mûrs nagent jusqu'à *l'archégone*[24] et l'un d'eux féconde l'osphère.

L'œuf formé, à 2*n* chromosomes, se divise *immédiatement* et se transforme sur place en un *embryon*, sorte de petite fougère en miniature, composée :

- d'une ébauche de racine ;
- d'une ébauche de feuille ;
- d'un bourgeon qui donnera la tige ;
- et d'un organe transitoire, le *pied*, qui assure sa fixation ainsi que sa nutrition *par parasitisme* du prothalle.

---

24. Ce serait non plus le glucose comme chez les Mousses mais l'acide malique qui, par chimiotactisme, attirerait les anthérozoïdes.

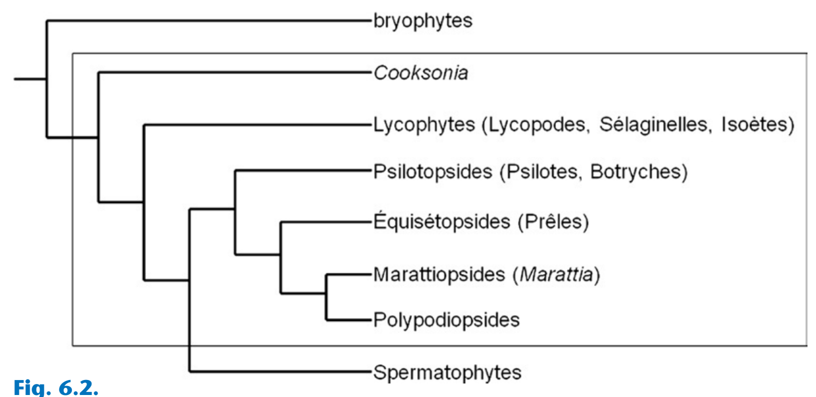


Fig. 6.2.
Cladogramme des ptéridophytes (encadré).
Ce cladogramme repose surtout sur des données moléculaires, les données morphologiques (par exemple, microphylles ou macrophylles) n'apparaissant pas discriminantes. Les ptéridophytes forment un ensemble paraphylétique. Les Lycophytes (1 200 espèces) sont le groupe frère de toutes les autres plantes vasculaires (Euphyllophytes). Le reste des ptéridophytes comporte différentes classes mélangeant Fougères (Psilotopsides, Marattiopsides et Polypodiopsides)[25] et Prêles ; successivement : Psilotopsides (72 espèces), Equisétopsides (15 espèces de Prêles), Marrattiopsides (80 espèces) et Polypodiopsides (9 100 espèces).

Lorsque la première feuille et la première racine sont devenues suffisamment grandes, la jeune fougère peut s'alimenter ; elle est devenue autonome : le prothalle disparaît et la plante feuillée grandit.

Quand la plante est adulte, les feuilles les plus âgées portent des *sporanges*, presque toujours réunis en plages arrondies, réniformes ou linéaires (*sores*) qui sont situées généralement à leur face inférieure et protégées par une lame très mince (l'*indusie*[26]) – ou simplement par le rebord de la feuille.

Les sporanges ont généralement une forme de massue avec un pédicelle et une partie renflée contenant les spores. L'ouverture du sporange se fait par un anneau de déhiscence dont les cellules sont épaissies en U ; la face externe de ces cellules, restée mince, se rétracte sous l'influence de la dessiccation et fait éclater les sporanges.

De très nombreuses spores – autour du million par fronde chez le Polypode – s'en échappent. Elles ont été formées avec réduction chromatique et ne contiennent plus que n chromosomes. Leur structure est semblable à celle des spores des bryophytes. Placées dans des conditions favorables, elles germeront à nouveau.

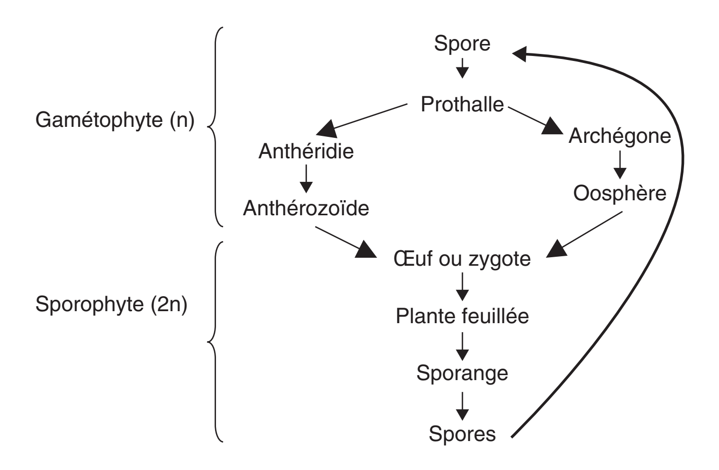
---

25. Le mot fougère ne correspond donc pas à un phylum, on l'écrira ici avec une initiale en minuscule.
26. C'est un poil épidermique modifié.



Fig. 6.3.
Lycopodes.
A : le *Lycopode sélagine*, dont les feuilles sporangifères sont semblables aux feuilles stériles. B : le *Lycopode en massue*, à feuilles sporangifères spécialisées, réunies en un épi fourchu. C : chez le même Lycopode, feuille isolée de l'épi sporangifère, *esp*, portant le sporange à sa face supérieure (*f*, fente transversale de déhiscence) ; en haut, à gauche, spore tétraédrique vue sous deux angles, l'un permettant de voir une face plane unique, l'autre, les trois autres faces de plus petite taille formant une pyramide.

On peut schématiser ainsi le cycle biotique :



Variantes évolutives

Ce cycle correspond très précisément au développement des fougères telles que le Polypode, la Fougère mâle, la Scolopendre, les Capillaires.

Quelques variations, correspondant à une évolution plus avancée, se retrouvent chez les espèces alliées des fougères.

1. ***La différenciation sexuelle*** des éléments mâles et femelles qui, dans le cycle précédent, se fait au niveau du prothalle, peut être plus précoce (fig. 6.5).

Chez les *Prêles* (fig. 6.6) , encore appelées Queues de cheval en raison de leurs ramifications en verticilles, les spores issues des sporanges sont morphologiquement semblables, mais certaines donneront des prothalles mâles porteurs uniquement d'anthéridies et certaines des prothalles femelles avec des seuls archégones : l'*isosporie* apparente cache une *hétérosporie* biologique.

Chez les Sélaginelles (fig. 6.7) et chez certaines fougères aquatiques, le caractère mâle et femelle du gamétophyte apparaît dès les spores (hétérosporie) et se traduit même sur la plante feuillée ou sporophyte par des sporanges morphologiquement différents :

- ainsi certains sporanges produisent des spores mâles, petites et très nombreuses : on les appelle des *microspores* et le sporange qui leur a donné naissance est un *microsporange*;
- d'autres sporanges, les *macrosporanges* donnent un petit nombre de spores de grande taille appelées *macrospores*. Il y en a généralement quatre (correspondant aux quatre cellules filles provenant d'une cellule mère avec réduction chromatique; voir la formation des spores chez les Mousses aux dépens des cellules mères diploïdes), mais l'évolution tend généralement à *réduire ce nombre à un seul*.

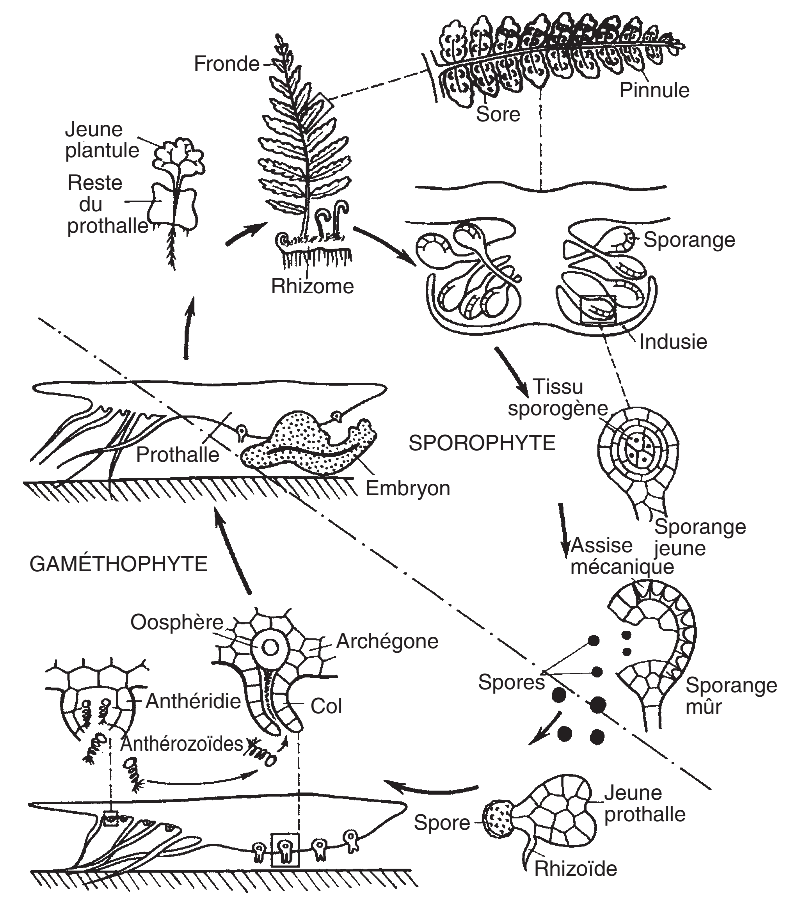


Fig. 6.4.
Cycle de développement de la Fougère mâle.

Cette sexualisation, de plus en plus précoce (fig. 6.8), est un *progrès*, car elle répond aux exigences différentes des spores mâles et femelles : ces dernières, qui doivent accumuler des réserves pour subvenir aux premiers besoins de l'œuf, tendent à devenir plus volumineuses, donc peu mobiles et à être produites en moins grand nombre.

Inversement, les spores mâles, produites en grand nombre, petites et très légères, faciles à entraîner par le vent, atteindront des spores femelles.

Cette sexualisation permet en outre un *brassage* des gènes : chez les espèces dont les prothalles sont unisexués, les possibilités sont moindres pour que s'unissent un anthérozoïde et une oosphère provenant d'un même parent, donc génétiquement semblables.

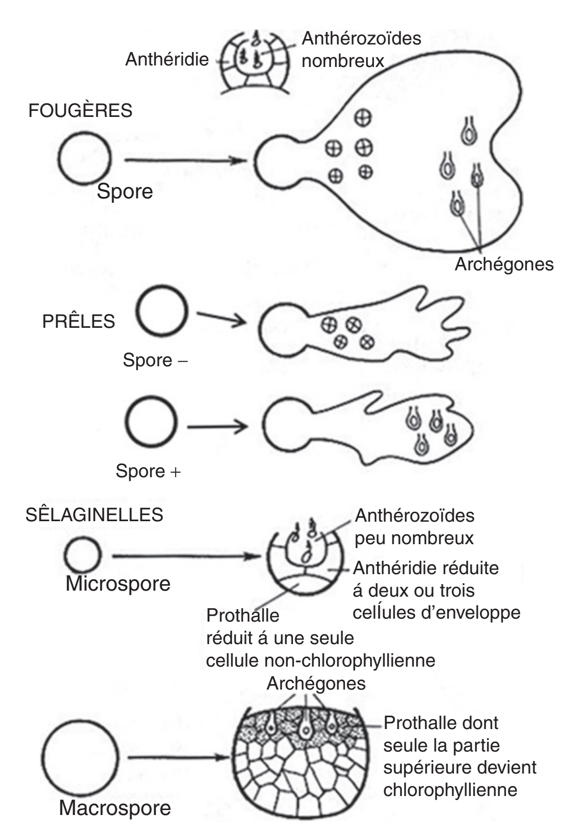


Fig. 6.5.
Réduction des prothalles chez les ptéridophytes.
On remarquera que la réduction des prothalles et la sexualisation vont de pair.

2. Une ***sexualisation des feuilles*** se met également en place.

Chez les fougères proprement dites, ce sont les feuilles normales, assimilatrices, qui portent sur leurs faces inférieures les sporanges. Chez l'Osmonde (fig. 6.9), *une partie de la feuille se spécialise et ne porte plus que des sporanges*. Chez certaines fougères aquatiques, un segment de la fronde se différencie en un organe particulier, le *sporocarpe* (Marsilea, fig. 6.10).

Chez leurs alliés, les Lycopodes, Sélaginelles, Prêles, des *feuilles particulières* apparaissent dont le seul rôle, sexuel, est de porter les éléments reproducteurs. Elles se *groupent* alors et forment des *épis sporangifères*.

3. Une tendance évolutive, *particulièrement remarquable* parce qu'elle s'amplifiera chez les Spermatophytes, consiste en une ***réduction progressive des prothalles*** qui restent alors *inclus* dans la paroi éclatée de la spore.

Ainsi, chez les *Sélaginelles* et certaines fougères aquatiques, la microspore ne contient plus à maturité qu'une cellule prothallienne, deux ou trois cellules

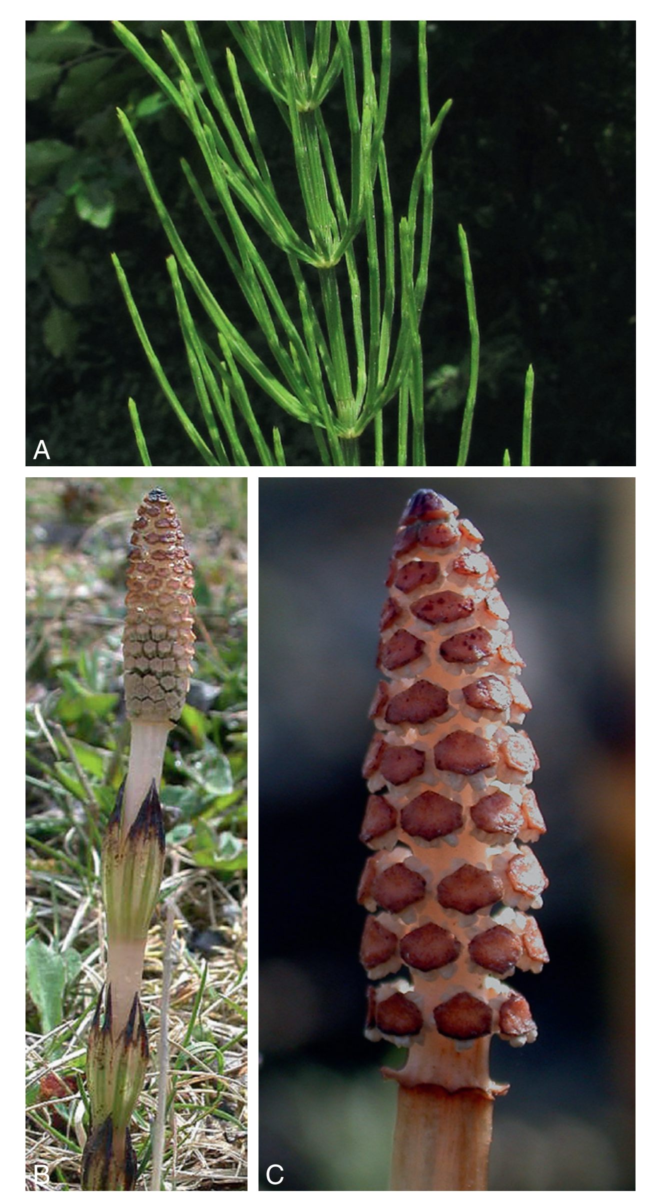


Fig. 6.6.
Prêle des champs.
A : rameau stérile chlorophyllien. B : rameau fertile avec épi sporangifère. C : détail d'épi sporangifère portant des écailles hexagonales brunes abritant chacune plusieurs sporanges blancs. Le nom latin du genre, *Equisetum*, signifie queue-de-cheval : c'est l'un de ses noms communs, évoquant l'aspect des rameaux stériles.

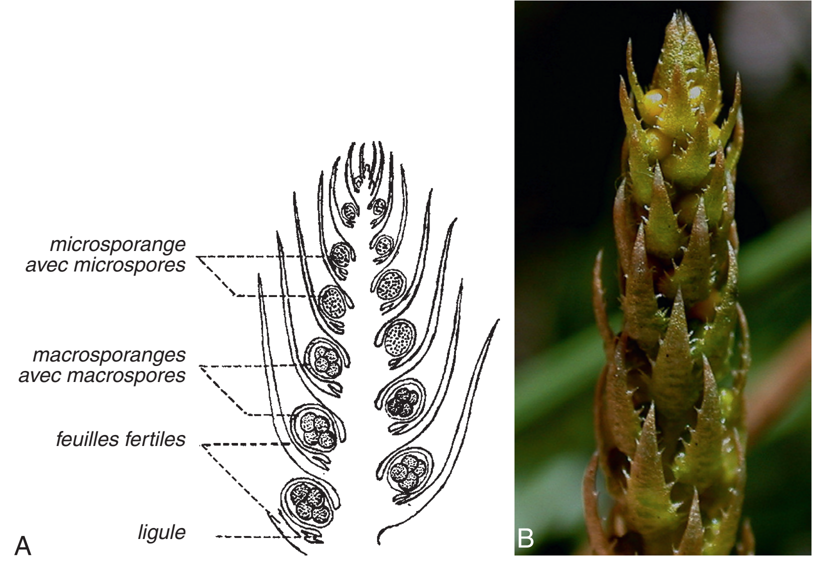


Fig. 6.7.
Sélaginelle. Coupe longitudinale et aspect d'un épi fertile.

d'enveloppe – vestige de l'anthéridie très dégradée – et un petit nombre d'anthérozoïdes ; la macrospore contient un prothalle réduit à un petit massif cellulaire : la partie qui, après éclatement de la spore est en contact de l'atmosphère, *verdit* et porte quelques archégones dont un seul se développera.

Chez quelques espèces de Sélaginelles *dites vivipares*, il arrive que les prothalles se développent sur la plante mère, *à l'intérieur* de l'épi sporangifère, donnant naissance à de jeunes embryons qui tombent et s'enracinent. Si l'on suppose que l'embryon, au lieu d'être disséminé, « *s'enkyste* » en s'entourant de réserves et d'un tégument protecteur, nous aurions ce que l'on appelle la *graine* (voir p. 42 et 53) chez les plantes supérieures.

D'*un point de vue plus général*, on observe, chez les fougères, un *asynchronisme marqué entre l'évolution de l'appareil végétatif et celui de l'appareil reproducteur*. Les fougères sont caractérisées par une faible évolution de l'appareil reproducteur, à peu près limitée, si l'on excepte le taxon très particulier des fougères aquatiques, à la spécialisation des feuilles (*sporocarpes*) portant les sporanges : regroupement des sporanges en *sores*, protection des sores par une *indusies*, apparition de *frondes spécialisées* chez quelques espèces… ; par contre, l'appareil végétatif est très diversifié et montre de nombreux caractères évolués : fronde de grande taille, tendance à la latéralisaion des ramifications, appareil vasculaire de structure moderne.

Chez les Lycopodes, Sélaginelles et Prêles l'inverse s'observe : appareil végétatif archaïque, appareil reproducteur évolué, marqué par une forte différenciation sexuelle et une nette tendance à la réduction des prothalles.

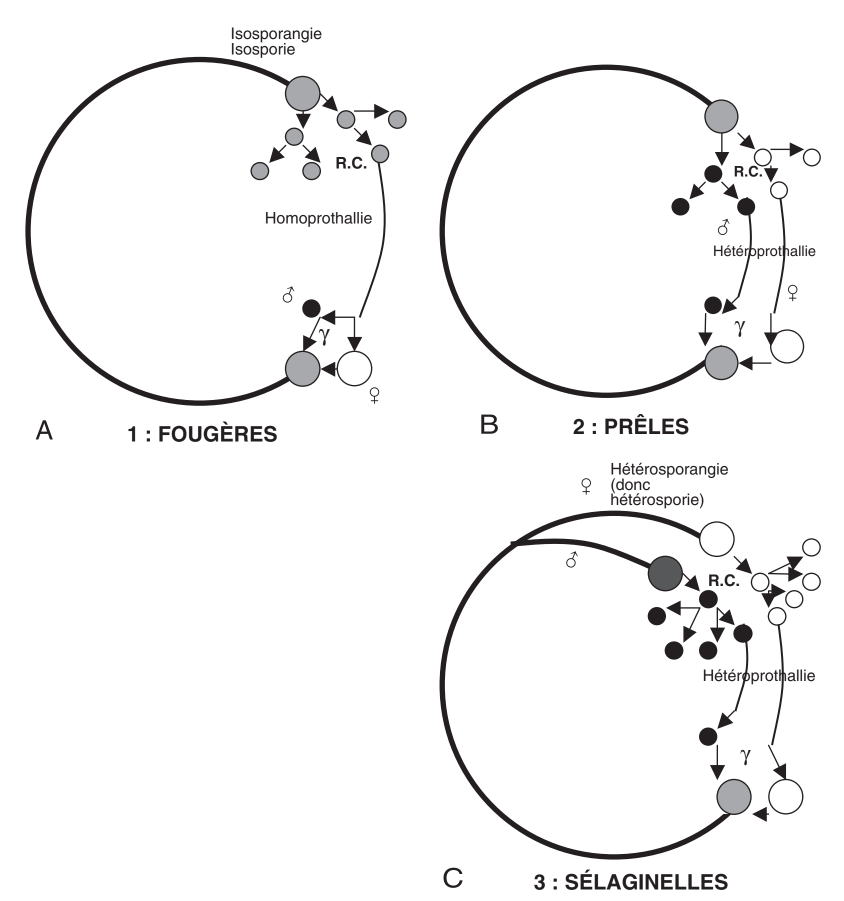


Fig. 6.8.
Évolution de la sexualisation chez les ptéridophytes.
A : *cas des fougères* : sexualisation tardive, par apparition d'anthéridies et d'archégones sur le même prothalle. B : *cas des Prêles* : sexualisation dès le stade prothalle et spores. C : *cas des Sélaginelles* : la sexualisation se fait dès le stade sporange, sur le sporophyte avec différenciation entre macro- et microsporange – R.C., méiose ; traits gras : phase sporophytique, traits fins : phase gamétophytique, γ : gamètes.

Nous en retiendrons que le degré d'évolution des divers organes et appareils d'un taxon peut être, pour chacun d'eux, très différent.

Caractères fondamentaux des cycles de développement

Si l'on fait abstraction de ces variations remarquables, pour ne considérer que les grandes lignes des cycles des fougères, les points suivants doivent être soulignés :



Fig. 6.9.
Osmonde. Extrémité d'une fronde avec portion sporangifère terminale.

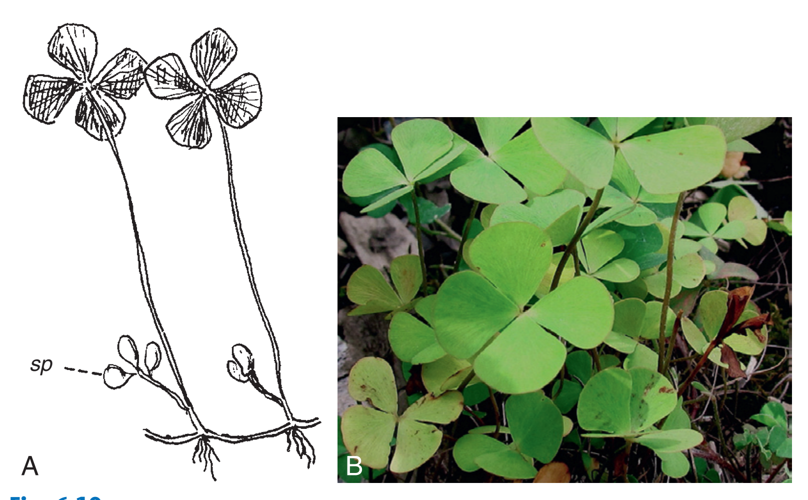


Fig. 6.10.
Marsilea. A : frondes à 4 folioles et *sp*, sporocarpe. B : aspect de la plante.

À l'inverse des Mousses, le sporophyte est très développé et correspond à la plante feuillée.

Les ptéridophytes sont les premières *plantes terrestres* à avoir pratiquement tout le cycle de développement constitué par des organes à 2*n* chromosomes. Le gamétophyte, à *n* chromosomes, est en effet réduit à un organe rudimentaire et transitoire, le *prothalle*.

C'est là *une conquête fondamentale* de l'évolution et désormais les plantes à venir, *Gymnospermes*, *Angiospermes*, garderont, en le perfectionnant seulement, ce même type d'alternance de générations. En effet, seuls des tissus à 2*n* chromosomes permettent – comme nous l'avons expliqué précédemment – une *taille importante* et une *forte différenciation*.

Les ptéridophytes sont ainsi les premiers végétaux à posséder des racines et des vaisseaux conducteurs de sève. Leur présence permet une absorption facile de l'eau et des sels minéraux, qui pourront être puisés profondément dans le sol – ce qui permet à la plante de vivre dans des terrains relativement secs – et qui pourront être apportés aux parties aériennes même assez éloignées du sol : des plantes de grande taille sont devenues possibles.

Les ptéridophytes ont également de *vraies tiges* parcourues par des vaisseaux et de *vraies feuilles* pourvues de nervures, ainsi que de véritables stomates.

Racines, tiges, feuilles présentent toutefois *des* différences *avec celles des végétaux ultérieurs*. Ces différences traduisent leur *archaïsme* et permettent de comprendre comment s'est diversifié l'appareil végétatif.

- Les tiges peuvent présenter une partie horizontale, qui assure l'assise de la plante. De cette partie couchée ou *rhizome* se détachent des axes dressés, ramifiés de façon dichotomique (Sélaginelles, Lycopodes) ou verticillée (Prêles), ou encore directement de grandes feuilles chez les fougères (*macrophylles* et *frondes*). De nombreuses racines mères partant du rhizome, complètent la fixation au sol et assurent l'absorption.
- Les feuilles, chez les alliées des fougères, sont petites (microphylles), pourvues d'une seule nervure (Sélaginelles, Lycopodes) voire réduites à des écailles (Prêles) : ce sont de *simples expansions de la tige*.

Chez les fougères, les frondes sont de grande taille (fig. 6.1 et 6.9), généralement très découpées et à sommet d'abord enroulé en crosse. Leur croissance, comme celle d'une tige grâce à un méristème terminal, traduit leur origine : *ce sont de véritables rameaux aplatis* et devenus chlorophylliens (fig. 6.12).

Ce sera le cas des feuilles de toutes les plantes à venir (Gymnospermes et Angiospermes), mais devenues généralement très nombreuses, leur taille se réduit et leur croissance devient limitée.

Les vaisseaux et ramifications traduisent également l'ancienneté des ptéridophytes :

- les *vaisseaux* qui assurent la circulation de l'eau et des sels minéraux sont formés de cellules communiquant entre elles par des ponctuations[27] scala-

27. Le fond des ponctuations est occupé par une paroi pectocellulosique amincie *au travers de laquelle transite la sève brute* (vaisseaux imparfaits, ou trachéides) : de véritables perforations assurant un passage *direct* n'apparaissent que chez quelques rares espèces (Fougère aigle par ex.). Ce passage direct sera généralisé chez les Angiospermes.

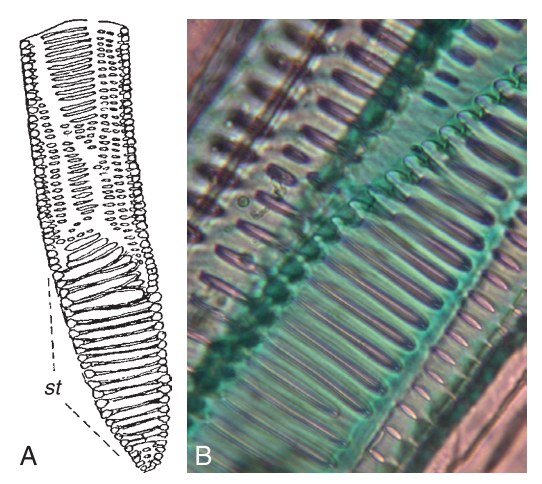


Fig. 6.11.
Les *trachéides scalariformes* sont des cellules fusiformes s'articulant bout à bout par leurs faces transversales obliques, st ; grâce à leur paroi rigide lignifiée, elles jouent en outre le rôle *d'appareil de soutien*, ce qui explique le port arborescent des fougères tropicales et fossiles.

riformes (fig. 6.11) (c'est-à-dire, en forme d'escalier, du latin *scalae*) et leur groupement est différent ;

- la *ramification* des racines et des tiges est parfois verticillée (Prêles, fig. 6.6), le plus souvent dichotomique (Sélaginelles, Lycopodes) et rappelle celle que l'on trouve chez les algues.

Cependant, chez les fougères, la ramification dichotomique, par prépondérance constante d'un axe sur un autre, se rapproche de celle, latérale, que l'on trouvera ultérieurement chez les autres Plantes vasculaires (fig. 6.12).

À l'ère Primaire, les ptéridophytes étaient les végétaux dominants et formaient de véritables forêts, fossilisées aujourd'hui sous forme de houille et de charbon ; certaines espèces pouvaient atteindre des tailles considérables : 30 m et plus.

Mais les ptéridophytes, comme les bryophytes, ont conservé des *anthérozoïdes ciliés*, rappel ancestral de leur origine aquatique. *Leur fécondation est encore tributaire de la présence d'eau.*

C'est là le point le plus faible des cycles des ptéridophytes qui bénéficiaient d'une ambiance humide à l'ère Primaire. Mais, ultérieurement, les climats devinrent plus secs ; de nouvelles plantes supérieures, à cycle indépendant de l'eau, apparurent. Le monde immense des ptéridophytes s'est alors restreint à des formes plus localisées et de taille plus réduite.

Importance des ptéridophytes

Dans les régions tempérées, les ptéridophytes fréquentent les zones ombragées et fraîches (ravins, talus).

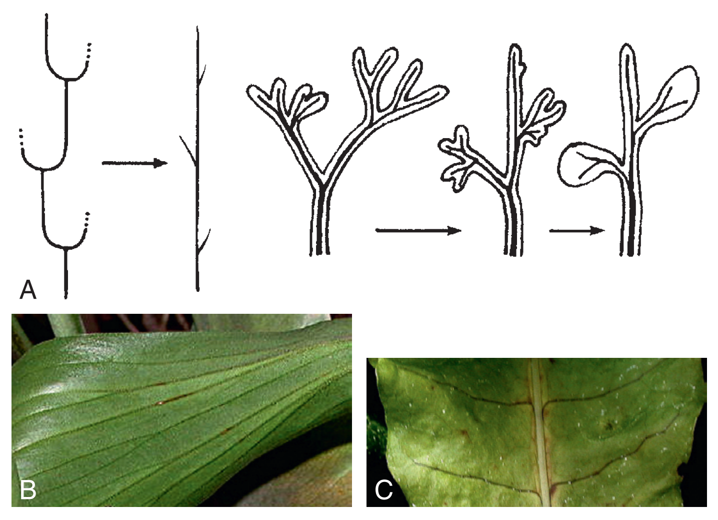


Fig. 6.12.
Passage de la ramification dichotomique, A (partie gauche) et B*, à la ramification latérale, A* (partie droite) et C. Application à la formation des feuilles par aplatissement d'axes ramifiés et illustration (photos) dans le cas de deux espèces à frondes entières).

Sur les îles océaniques et dans les régions tropicales au degré hygrométrique élevé et constant, elles ont conservé un peu de leur luxuriance d'antan : elles peuvent représenter jusqu'à 1/20e du nombre total des espèces et certaines sont arborescentes.

Leur *importance économique* est également très limitée : la Fougère mâle n'est plus guère utilisée en pharmacie comme taenifuge : de nombreuses espèces, très décoratives, sont cultivées ; les spores de Lycopode sont employées dans les shampooings secs.

Il ne faut pas oublier que beaucoup de ptéridophytes fossiles du carbonifère ont formé des réserves houillères, qui furent à la base de l'essor industriel du XIXe siècle.

On rencontre fréquemment : la Fougère aigle, espèce cosmopolite ; les Polypodes ; la Fougère mâle ; la Scolopendre ; les Prêles à rameaux chlorophylliens verticillés et à feuilles écailleuses pauvres en chlorophylle soudées en collerette au niveau de chaque nœud (fig. 6.6). La Prêle des champs est, de tous les ptéridophytes, l'espèce la plus utilisée en pharmacie pour ses propriétés reminéralisantes liées à une grand richesse en silice.

7 Super-classe des Spermatophytes ou Plantes à graines

Les Spermatophytes (du grec *sperma*, graine), encore appelés Plantes à graines, sont les Trachéophytes les plus perfectionnés dont ils forment le clade terminal. Ils comprennent la majorité des espèces végétales terrestres et rassemblent 267 600 espèces réparties en 422 familles.

La reproduction des Spermatophytes comporte deux innovations majeures :

- *le gamétophyte reste inclus à l'intérieur de la spore* : le prothalle se développe dans la spore et, sans contact avec l'extérieur, il perd son autotrophie : pour son alimentation il dépend ainsi du sporophyte. Cette *endoprothallie* est à l'origine du *grain de pollen* et de *l'ovule*, lequel, après la fécondation, se transforme en *graine*;
- *la fécondation n'est plus tributaire de l'eau extérieure* : elle devient un processus interne à la plante et développe une structure nouvelle, le *tube pollinique*.

Grain de pollen

Le grain de pollen *est à lui seul le gamétophyte mâle*. De façon à permettre un transfert facile – ou *pollinisation* – des organes mâles aux organes femelles par le vent et, plus tard, par les insectes, sa taille est forcément réduite. Il en résulte que le gamétophyte mâle, miniaturisé, est réduit à quelques cellules prothalliennes et seulement à *deux anthérozoïdes* (fig. 8.7).

Les microsporanges sont désormais appelés sacs polliniques et les feuilles sporangifères mâles prennent le nom d'*étamines*.

Ovule

À l'ensemble formé par le *macrosporange* (ne s'ouvrant plus et entouré d'écaille(s) ou feuille(s) protectrice(s)) et par la *macrospore prothallisée*[28] on donne le nom d'ovule[29] (du latin *ovum*, œuf).

Des quatre macrospores formées après réduction chromatique à partir de la cellule mère des spores du macrosporange, trois avortent généralement, la quatrième donne le prothalle femelle. Celui-ci se développe au sein des tissus du macrosporange, lesquels prennent le nom de *nucelle* (du latin *nux*, noix : fig. 7.1). Chez les Cycas, ce prothalle est encore très lâchement uni au nucelle et ce dernier est souvent vascularisé rappelant les sporanges de nombreux ptéridophytes fossiles.

---

28. Cette innovation est déjà esquissée chez les Sélaginelles (*cf.* p. 35)
29. Les zoologistes réservent le nom d'ovule au gamète femelle mûr, apte à être fécondé : pour les botanistes le gamète femelle est l'oosphère. Les anglo-saxons disent « ovule » pour les plantes et « ovum » pour les animaux.

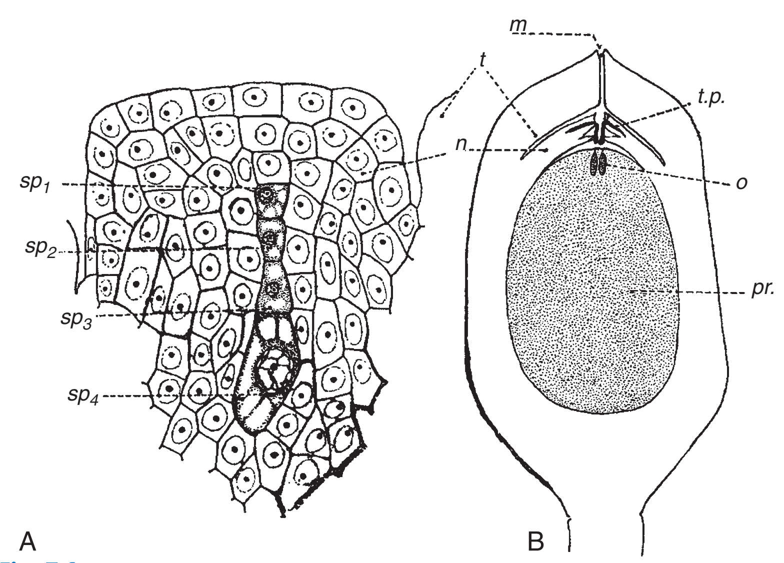


Fig. 7.1.
Macrosporange des Cycadales.
A : coupe d'un très jeune macrosporange : on observe les quatre macrospores noyées dans le massif nucellaire, *n*; les macrospores *sp1, sp2, sp3* ne tarderont pas à être résorbées; seule la macrospore *sp4* subsistera et sera à l'origine d'un prothalle *pr;* en *t*, ébauche du bourrelet foliaire qui, s'accroissant et recouvrant le nucelle (encore chlorophyllien chez quelques espèces), formera le tégument. B : coupe longitudinale de l'ovule après le développement de la macrospore *sp4* en un prothalle femelle, *pr*, constitué de nombreuses petites cellules; *o*, oosphères; *t*, bourrelet foliaire recouvrant le sporange (tégument); *m*, micropyle; *t.p.*, grains de pollen germés et « enracinés » dans la paroi du sporange; *n*, nucelle.

Le ou les écailles qui entourent le macrosporange se soudent pour former une enveloppe protectrice, le *tégument*, lequel délimite, au sommet de l'ovule, un orifice étroit ou *micropyle* (du grec *micro*, petit et *pylos*, porte).

Le prothalle demeure, *en parasite*, sur la plante-mère; enfermé dans l'ovule il accumule les réserves qui seront ultérieurement nécessaires au développement de l'embryon.

Par rapport au sporange des ptéridophytes, l'ovule représente un grand progrès : la germination de la macrospore se fait sur la plante-mère, à l'intérieur du macrosporange, ce qui assure une meilleure protection des archégones et une économie des macrospores qui n'ont plus à supporter les aléas de la dispersion.

Graine

À l'ensemble macrosporange-macrospore prothallisée-jeune embryon, on donne le nom de *graine*[30]. La graine résulte de la transformation de l'ovule après

30. Dans une graine, comme avec des poupées russes, il y a « emboîtement des générations » : sporophyte-mère/gamétophyte femelle/sporophyte-fils sont inclus l'un dans l'autre.

la fécondation : les *téguments* ovulaires se lignifient, l'oosphère fécondée donne le zygote, puis un embryon qui se développe aux dépens des réserves accumulées dans le prothalle.

Excepté quelques spermatophytes primitifs (Cycas, Ginkgo…) chez lesquels le développement de l'embryon se fait dans l'ovule fécondé tombé à terre (oviparie), celui-ci se réalise au sein d'un ovule resté sur la plante mère (viviparie). D'ailleurs, chez les Angiospermes, les réserves destinées à la nourriture de l'embryon ne sont mises en place qu'*après* la fécondation (*cf.* p. 74), ce qui ne peut se faire que si l'ovule reste sur la plante.

Plus ou moins rapidement l'embryon cesse sa croissance, l'ensemble de la graine *se déshydrate, puis se détache de la plante mère assurant la dissémination de l'espèce*. Cette dissémination est facilitée par diverses adaptations de la graine : taille minuscule (ex. *Orchidacées*, Pétunia), des appendices charnus, ou des caroncules, des ailes (ex. Pin, Paulownia) et complétée par les adaptations du fruit (*cf.* p. 77)… La gaine réalise la diffusion à distance de l'espèce et *compense*, par là, la fixité de la plante sur son support.

Dans certain cas (Érables et différentes espèces de pays chauds et humides), la graine ne subit pas de déshydratation et germe immédiatement. Dans les régions à saisons contrastées, la graine introduit souvent dans le cycle vital une *discontinuité* : l'embryon s'y trouve à l'état de *vie ralentie* et peut attendre des conditions extérieures favorables. Par exemple, des graines enfouies dans le sol peuvent demeurer vivantes plusieurs années avant d'être remontées à la *surface* et germer. De plus, la graine ne germera généralement qu'après une certaine période de repos et cela même si les conditions sont favorables à la germination : c'est la *dormance*, mécanisme qui permet l'adaptation des plantes aux saisons. Ainsi, dans les régions tempérées, les graines de nombreuses plantes germeront au printemps, après que leurs dormances auront été levées par le froid hivernal. Ce dispositif évite que la venue de belles journées à l'automne n'entraîne une germination précoce qui se verrait vouée à l'échec.

L'embryon, fusiforme (fig. 9.12) comprend, au sommet, le bourgeon qui donnera la future tige et à la base, le méristème à l'origine de la racine. Le bourgeon, à symétrie bilatérale, est flanqué de deux expansions aplaties ou *cotylédons* à l'origine des deux premières feuilles : l'embryon des Spermatophytes est *dicotylé*. Ce n'est que secondairement que l'on observe, soit la *perte* d'un des deux cotylédons (*cf.* les Monocotylédones, p. 91), soit leur *multiplication* (*cf.* les Gymnospermes, p. 46).

Pollinisation et fécondation

Transportés par le vent (*pollinisation anémophile*, du grec *anemos*, vent et *philos*, ami), les grains de pollen, sont retenus au niveau de l'ovule par des sécrétions collantes et sucrées provenant de la sève élaborée. Cette nouvelle source de nourriture est à l'origine du transport par les insectes, qui deviendra prépondérant chez les Angiospermes. Par exemple, parallèlement au transport par le vent, des charançons qui vivent sur les cônes mâles des Cycadales visitent les cônes femelles à la recherche des sécrétions et véhiculent du pollen.

Les grains de pollen germent au sommet du micropyle en donnant chacun un tube pollinique qui s'y « enracine », puis libère les anthérozoïdes encore ciliés

qui gagnent les oosphères à travers les tissus plus ou moins liquéfiés surmontant le gamétophyte (fig. 7.2).

Il y a là un progrès fondamental : la fécondation s'est *affranchie de l'eau extérieure* et peut se réaliser en période de relative sécheresse.

Ce n'est que chez les clades les plus évolués, les Pinopsides, les Gnétopsides et les Angiospermes que se réalisent de véritables *tubes polliniques* conduisant les anthérozoïdes – désormais *dépourvus de cils locomoteurs* et appelés *gamètes*[31] directement aux oosphères. Toutefois, il est vraisemblable que le tube pollinique des Pinopsides-Gnétopsides ne soit pas homologue de celui des Angiospermes.

Groupement des feuilles sporangifères, notion de fleur

Les feuilles sporangifères mâles et femelles sont réunies en ensembles bien individualisés, *épis*, *cônes*, dans lesquels certains voient – au moins pour le cône mâle – une véritable *fleur*.

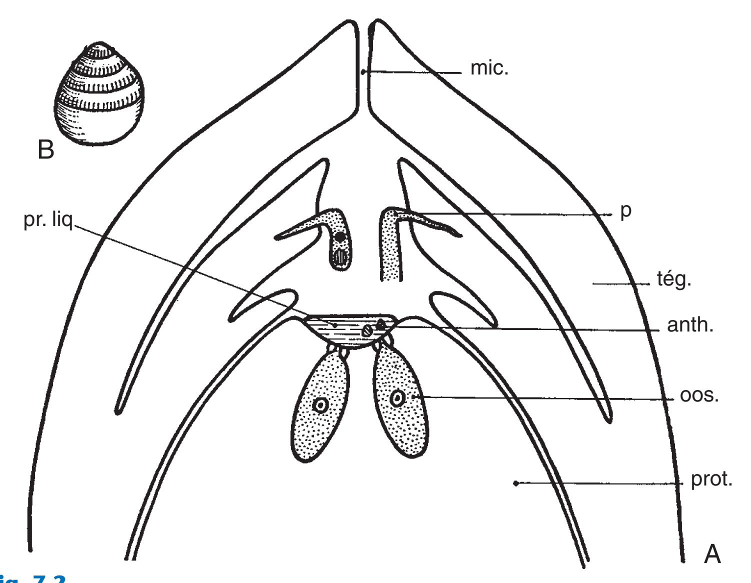


Fig. 7.2.
Fécondation chez les Cycadales.
A : schéma général; *mic.*, micropyle; p, pollen germé «enraciné» dans le nucelle du sporange; *anth.*, anthérozoïdes; *oos.*, oosphère; *prot.*, prothalle (endosperme); *pr. liq.*, nucelle liquéfié. B : anthérozoïde grossi montrant la couronne de cils. En réalité, chez les Cycas et le Ginkgo, les cils ne sont plus fonctionnels : les anthérozoïdes ne «nagent» pas dans le nucelle liquéfié, mais descendent par gravité. Comme plusieurs grains de pollen germent, il se trouve toujours un anthérozoïde pour tomber à l'aplomb de l'une des oosphères.

31. Les gamètes ne sont pas réduits, comme on l'a longtemps cru, au noyau, mais sont de véritables cellules limitées par une membrane plasmique.

Chez les Angiospermes, la fleur sera habituellement protégée par une enveloppe spécialisée, le *périanthe* (*cf.* p. 63).

Appareil végétatif

L'appareil végétatif des Spermatophytes est plus perfectionné que celui des ptéridophytes ; les trachéides à ponctuations scalariformes sont remplacées par des trachéides à ponctuations dites aréolées (Gymnospermes) puis par des *vaisseaux parfaits* (Angiospermes) ; la ramification de type dichotomique est remplacée par un *type latéral* ; les tissus et organes ne proviennent plus de la division d'une seule initiale, mais du fonctionnement d'un ensemble méristématique.

Classification

Les Spermatophytes comprennent deux clades, les Gymnospermes et les Angiospermes.

8 Classe des Gymnospermes ou Plantes à ovules nus

Caractères généraux

Malgré l'abondance de certaines espèces comme le Pin sylvestre et l'Épicéa, cette classe ne comporte que 790 espèces réparties en 12 familles. Les Gymnospermes (du grec *gumnos*, nu et *sperma*, graine) ont des *ovules* nus, portés par une écaille plane dite *ovulifère* ou *séminale*; les grains de pollen, véhiculés par le vent, atteignent le micropyle et germent au sommet du nucelle. Dans la graine, le tissu de réserve est représenté par le prothalle femelle ou *endosperme*, formé *avant* la fécondation. L'embryon *dicotylé* peut devenir *secondairement* polycotylé chez certaines espèces, (par exemple on compte jusqu'à 15 cotylédons chez le Pin parasol).

Les Gymnospermes sont toutes *ligneuses*, à cycle de développement s'étalant sur plusieurs années. Leur longévité peut être élevée; le Pin longue-vie (*Pinus longaeva*) vit plus de 4 000 ans.

On distingue les gymnospermes archaïques ou protogymnospermes, des Gymnospermes typiques, les *Conifères* ou *Pinopsides* et trois genres évolués, *Éphèdre*, *Gnète* et *Welwitschie*, réunis dans un clade, les *Gnétopsides* (fig. 8.1).

Grade des protogymnospermes

Les protogymnospermes ou gymnospermes archaïques comprennent deux clades basaux : les Cycadopsides et les Ginkgoopsides, représentés actuellement par des espèces relictuelles, notamment des Cycas et alliées (fig. 8.3 et 8.4) et le *Ginkgo biloba* (fig. 8.4) autrefois, en particulier à la fin de l'ère primaire

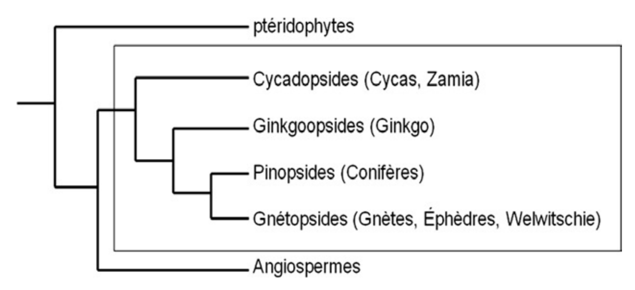


Fig. 8.1.
Cladogramme des Gymnospermes (encadré).
Les protogymnospermes actuels comprennent les Cycadopsides puis les Ginkgoopsides. Les Gnétopsides, d'abord considérées comme un clade-frère des Angiospermes, sont rapprochées des Pinopsides.

et pendant toute l'ère secondaire, ces clades étaient beaucoup diversifiés avec notamment les « fougères à graines » et les Bennettitales (fig. 10.5)

Ces deux clades survivants présentent de nombreux caractères ancestraux.

Comme chez les ptéridophytes, la fécondation se réalise en milieu liquide : toutefois, l'eau nécessaire au déplacement des anthérozoïdes *n'est plus fournie par le milieu* mais par la liquéfaction de la partie supérieure du nucelle qui surmonte les archégones (fig. 7.2).

Le développement de l'embryon a lieu dans *l'ovule tombé à terre*; sa *croissance* est *continue* comme chez les ptéridophytes : il n'y a pas d'*interruption* dans le développement : la jeune plantule s'enracine dans le sol et donne un nouvel individu.

On dit encore que les Cycadopsides et les Ginkgoopsides sont *ovipares*, c'est-à-dire que les ovules prennent l'aspect et le volume de graine avant que la fécondation ait eu lieu et que l'embryogenèse se produit seulement quand les ovules se sont détachés de la plante mère.

L'appareil végétatif présente également de nombreux traits primitifs; diécie (fig. 8.2), dichotomie des nervures de la feuille de Ginkgo, port de fougère chez les Cycadales, enroulement en crosse des folioles de Cycas, présence de trachéides à ponctuations scalariformes…

Les **Cycas** et genres voisins (210 espèces actuelles) des pays chauds ressemblent à des fougères arborescentes. Les feuilles sporangifères évoquant les feuilles végétatives (fig. 8.3), plusieurs traits de gigantisme – très grandes feuilles, fort diamètre des troncs, ovules gros comme des œufs de pigeon (fig. 8.4), anthérozoïdes perceptibles à l'œil nu… – sont des marques de l'ancienneté d'un groupe presqu'éteint.

Le **Ginkgo** (fig. 8.4) est un arbre ramifié dont le port est plus ou moins conique suivant que le pied est mâle ou femelle; ses feuilles sont caduques.

Les Ginkgoopsides existaient déjà au Permien (ère Primaire) : à la fin de l'ère Tertiaire le Ginkgo couvrait une grande partie de l'hémisphère Nord dont la France. Aujourd'hui on ne le trouve en Europe que dans les parcs où il a été introduit à la fin du XVIIIe siècle. Réfugié en Asie, on ne le rencontre plus que cultivé

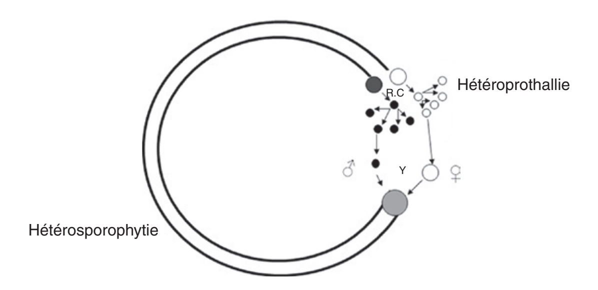


Fig. 8.2.
Cycle biologique des Spermatophytes dioïques.
Les prothalles mâles ou femelles (*hétéroprothallie*) sont engendrés par des spores sexuées produites sur des sporophytes différents (*hétérosporophytie ou diécie*), eux-mêmes mâles ou femelles. En trait gras : sporophytes; en traits fins : prothalles; *R.C.* : méiose; γ : gamètes.



Fig. 8.3.
Cycadopsides.
Port de l'un des genres caractéristiques du groupe (*Zamia*).



Fig. 8.4.
A : *feuille sporangifère femelle de Cycas* dont la structure est encore proche de celle d'une feuille végétative : le limbe est penné et encore chlorophyllien (*ov*, ovules ; *p*, pétiole d'une feuille végétative). B : *Ginkgo, rameau* et *ovules mûrs.*

autour des pagodes et il n'a vraisemblablement survécu qu'en raison de la protection de l'homme. Le Ginkgo est donc un genre relique. Sa longévite à l'échelle géologique en fait un genre panchronique (du grec *pan*, tout et *khronos*, temps). Les ginkgolides, substances extraites des feuilles, possèdent des activités vasodilatatrices cérébrales.

Pinopsides[32] ou Conifères

Caractères généraux

Les *Pins* – Pin sylvestre (fig. 8.5, 8.7 et 8.8) – les Sapins sont de bons exemples de Conifères. Il en existe 510 espèces.

De façon générale, ce sont des *plantes ligneuses*, arbres essentiellement ou arbustes, à port conique caractéristique, la fixation au sol se faisant par une

32. Du genre, *Pinus*, Pin.

racine principale en pivot. Leurs tissus sécrètent souvent des oléorésines, qui se rassemblent dans des canaux sécréteurs à résine, d'où le nom de « *résineux* » qui leur est donné par les forestiers (en opposition aux « *feuillus* »).

Leurs feuilles sont, soit en forme d'*aiguilles* comme chez les Pins et Sapins, soit en forme d'*écailles*, plus ou moins appliquées sur la tige, comme chez les Cyprès (fig. 8.6) ; parfois plates et lancéolées chez les *Podocarpus* (fig. 8.6), genre caractéristique de l'hémisphère Sud. Chez les Pins, écailles (devenues non chlorophylliennes) et aiguilles vertes coexistent, les premières couvrant les rameaux longs, les secondes groupées par 2 à 5 (selon les espèces) sur des rameaux courts. La figure 8.5, relative au Pin sylvestre, montre des aiguilles réunies par deux.

Ces feuilles vivent plusieurs années (2 à 4 ans, parfois plus) : aussi les Conifères, à quelques exceptions près (Mélèze (fig. 8.6), Cyprès-chauve) (fig. 8.6) sont des arbres *toujours verts*. Ces feuilles, généralement coriaces et vernissées, résistent à la sécheresse et au gel : elles assimilent le dioxyde de carbone par des températures basses, en dessous de zéro degré. Cela explique que les Conifères soient dominants dans les régions froides et les montagnes.

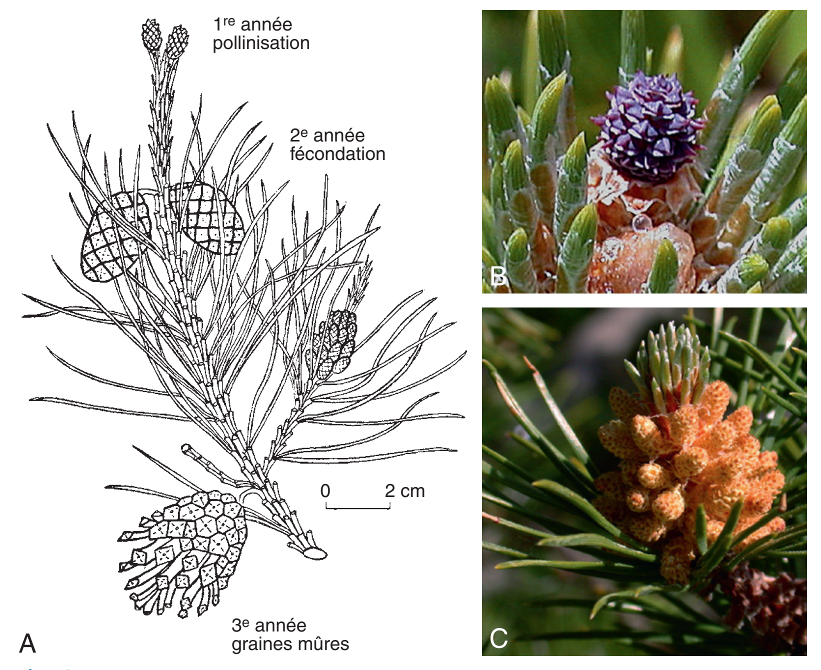


Fig. 8.5.
Pin sylvestre.
A : extrémité d'une branche portant trois générations successives de cônes femelles et, sur un rameau latéral, un épi de cônes mâles. B : jeune cône femelle. C : épi de cônes mâles.

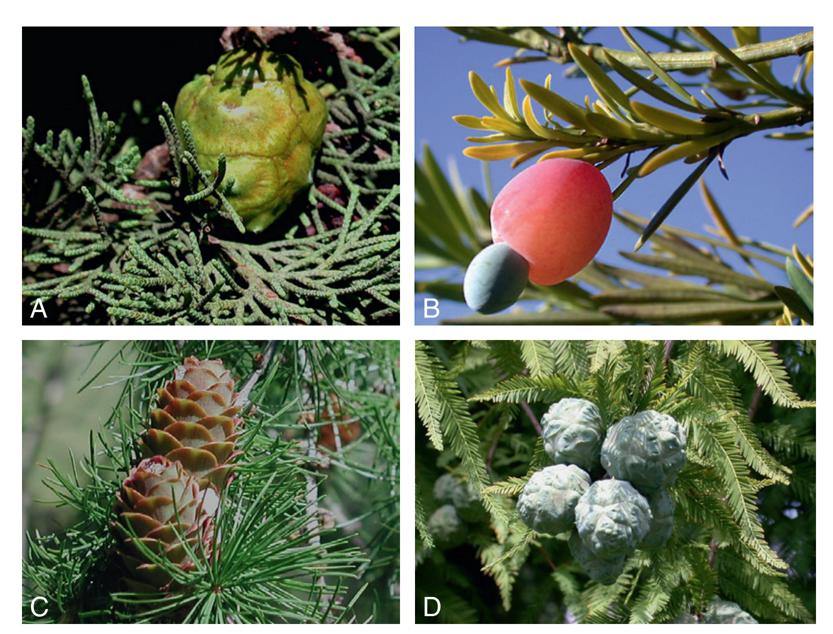


Fig. 8.6.
Exemples de Conifères.
A : *Cyprès* : rameau recouvert de feuilles en écailles et cône femelle. B : *Podocarpus* (ce mot évoque la graine [ici verte] portée par un pied [ici le funicule] charnu [ici rouge]. C : *Mélèze* : bouquets de feuilles caduques en hiver et cônes femelles. D : *Cyprès-chauve* : rameaux feuillés et cônes femelles.

Leurs organes sexuels sont groupés en *cônes unisexués*, soit mâles, soit femelles, généralement portés par un même pied (espèce *monoïque*, du grec *mono*, un seul et *oïka*, habitat). Ces cônes, en particulier le cône femelle, ont un aspect caractéristique d'où le nom de Conifères (du latin *conus*, cône et *fero*, je porte).

Cycle de développement

Description

Celui du Pin sylvestre (fig. 8.5, 8.7 et 8.8) sera pris à titre d'exemple.

Appareil reproducteur mâle

Au printemps apparaissent sur les plus jeunes rameaux les organes reproducteurs. De petits cônes agglomérés en épis denses représentent les éléments mâles :

- chacun comporte un axe simple autour duquel sont disposées suivant une spirale très serrée de nombreuses, feuilles sporangifères ou *étamines* (fig. 8.7 et 8.8);
- chacune porte à maturité deux *sacs polliniques* allongés qui s'ouvrent, comme chez les fougères, par une assise mécanique (l'anneau de déhiscence), laissant échapper les microspores ou grains de pollen (à *n* chromosomes) que le vent entraîne.

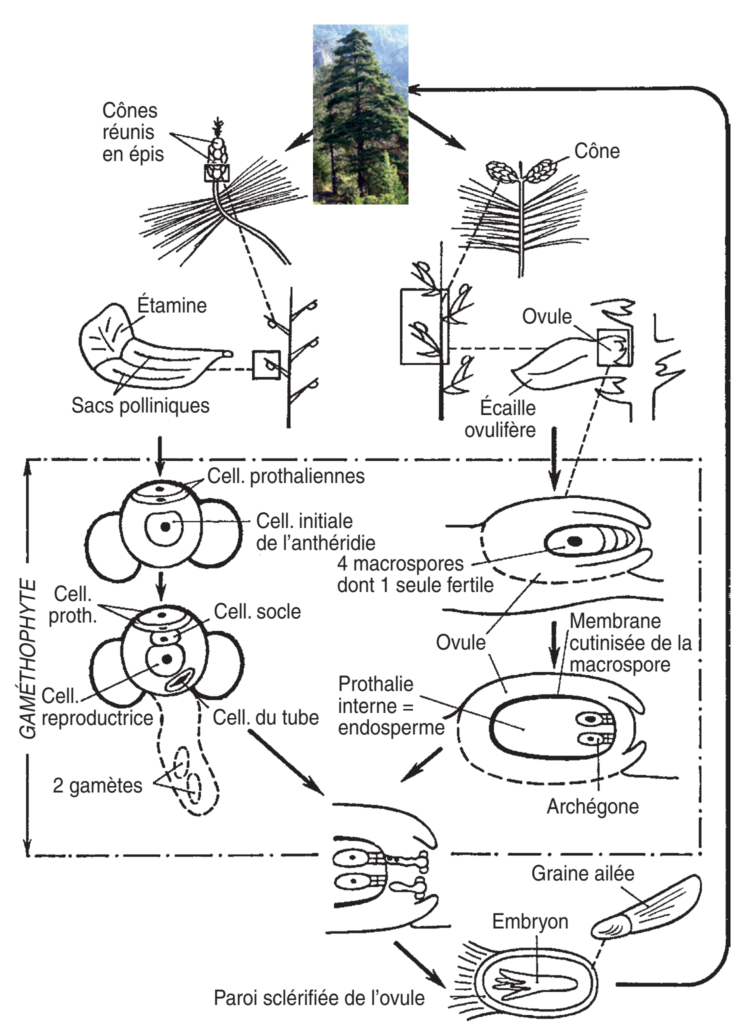


Fig. 8.7.
Cycle de développement du Pin sylvestre.

L'ensemble est très comparable à la partie mâle de l'épi sporangifère des Sélaginelles.

Le contenu de la microspore, d'abord uninucléée, se segmente et devient sans rupture de la paroi qui l'enveloppe, un petit prothalle comprenant :

- 2 cellules prothalliennes qui dégénéreront plus ou moins rapidement;
- 1 cellule initiale de l'anthéridie.

Les grains de pollen sont flanqués de deux ballonnets latéraux formés par le décollement de l'exine et qui les rendent très légers. L'exine évite la

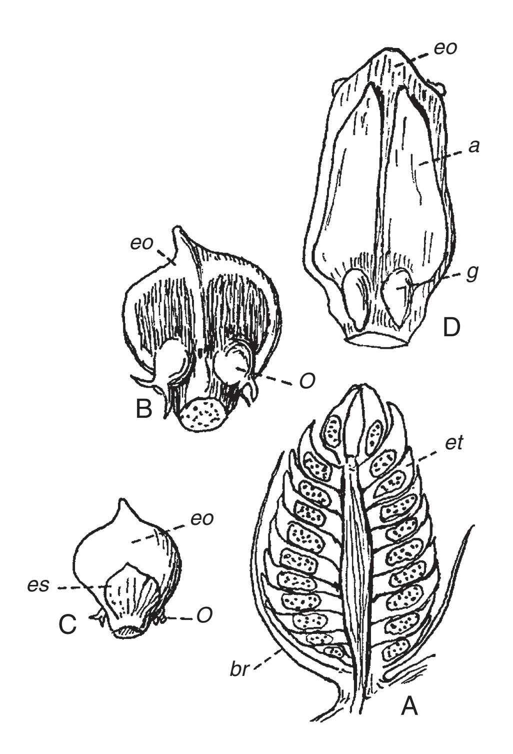


Fig. 8.8.
Pin sylvestre.
A : coupe d'un cône mâle (comparer au schéma de la figure 8.5). B : écaille ovulifère, *eo*, présentant la face supérieure ventrale portant les deux ovules. C : face dorsale de l'écaille ovulifère, *eo*, ce qui permet de voir la bractée axillant l'axe qui la porte, *es*; on peut apercevoir la partie supérieure des ovules, *o*, disposés sur la face ventrale. D : après maturation de la graine l'écaille, *eo*, porte deux graines, *g*, qui se détachent en entraînant chacune une aile, *a*.

déshydratation du contenu vivant du grain de pollen lors de son transport dans l'atmosphère. La survie des grains de pollen est cependant toujours limitée.

Appareil reproducteur femelle

Les *cônes femelles*, groupés par deux ou trois, ont *une structure plus complexe* : ils sont également composés d'écailles disposées en spirale, mais celles-ci ne sont pas, en fait, portées directement par l'axe, mais par des rameaux extrêmement courts, axillés chacun par une bractée.

Les écailles, dite ovulifères, correspondent aux feuilles sporangifères; chacune d'elles porte deux *macrosporanges* ou *ovules* (fig. 8.8).

Ceux-ci se trouvent directement au contact de l'atmosphère : on dit qu'ils sont *nus*, d'où le nom de Gymnospermes donné à cette super-classe. Les écailles du cône sont, en fait, serrées les unes contre les autres et protègent très efficacement les ovules des intempéries.

Dans chaque ovule, il se forme 4 macrospores dont 3 dégénèrent rapidement; la *macrospore fertile* (à *n* chromosomes) donne naissance à l'intérieur même de cet ovule à un *prothalle interne* non chlorophyllien ou *endosperme* constitué de nombreuses cellules et entouré, comme chez les Sélaginelles, d'une puissante paroi *cutinisée*; mais celle-ci s'amincit ou même s'interrompt à la partie supérieure de l'organe, région où il se forme deux ou trois *archégones* réduits à un col très court surmontant une *oosphère* volumineuse.

Pollinisation et fécondation

Les grains de pollen sont dispersés par le vent : pollinisation anémophile; ils atteignent les cônes femelles, s'insinuent dans les interstices des écailles, arrivent au contact des ovules, sont retenus par une substance mucilagineuse excrétée par le sommet de l'ovule et germent : le prothalle subit de nouvelles divisions (cellule du tube, cellule socle, cellule reproductrice qui donne naissance à deux *anthérozoïdes dépourvus de cils* et appelés gamètes) puis émet un diverticule ou *tube pollinique*, formé aux dépens de l'intine, qui traverse les tissus de l'ovule et pénètre dans le col de l'archégone; l'extrémité du tube pollinique se rompt et le gamète le plus proche féconde l'oosphère tandis que l'autre dégénère[33].

Deux ou trois oosphères sont ainsi fécondées mais finalement un seul embryon se développe et croît aux dépens des tissus de l'endosperme qui l'entourent : *l'embryon n'est ainsi à aucun moment en contact avec le milieu extérieur*.

Arrivée à un certain stade de différenciation (on distingue alors la première racine, le bourgeon terminal et les premières feuilles ou cotylédons), la croissance de l'embryon cesse; l'ensemble des tissus formés par l'embryon, l'endosperme et les parois de l'ovule se déshydratent, entre à l'état de vie ralentie, tandis que les parties superficielles ou téguments se sclérifient en formant une enveloppe protectrice :

C'est une *graine*.

Pourvue d'une aile membraneuse qui facilite sa dispersion (cette aile provient de la délamination de la partie supérieure de l'écaille, fig. 8.8), la graine *s'échappe* alors du cône qui, au cours de la formation de l'embryon, toujours lente (de l'ordre de plusieurs mois), s'est lignifié et desséché, prenant l'aspect classique de la pomme de Pin.

Après un *certain temps de repos* (en général, il lui faut subir les froids de l'hiver), la graine germera dès qu'elle trouvera des conditions favorables, donnant une petite plantule qui, en quelques années, deviendra un Pin adulte.

Caractères fondamentaux du cycle de développement

Les gamétophytes restent inclus dans les spores mâles et femelles. L'évolution a accentué leur miniaturisation (la phase haploïde, vulnérable aux agents mutagènes est ainsi réduite, *cf.* p. 18) :

- cellules prothalliennes mâles généralement réduites à deux et en état de dégénérescence;
- anthéridie réduite à quelques cellules d'enveloppe, deux chez les Pins et les Sapins;

33. Il s'écoule un long moment entre la pollinisation et la fécondation : plus d'un an chez le Pin, six mois chez les Sapins. La lenteur des mécanismes sexuels interdit la formation d'espèces annuelles à cycle de développement court.

- seulement deux gamètes;
- archégone très simplifié…

De façon générale, la *spécialisation* plus grande des parties sexuelles justifie l'emploi de *mots nouveaux*. On appellera :

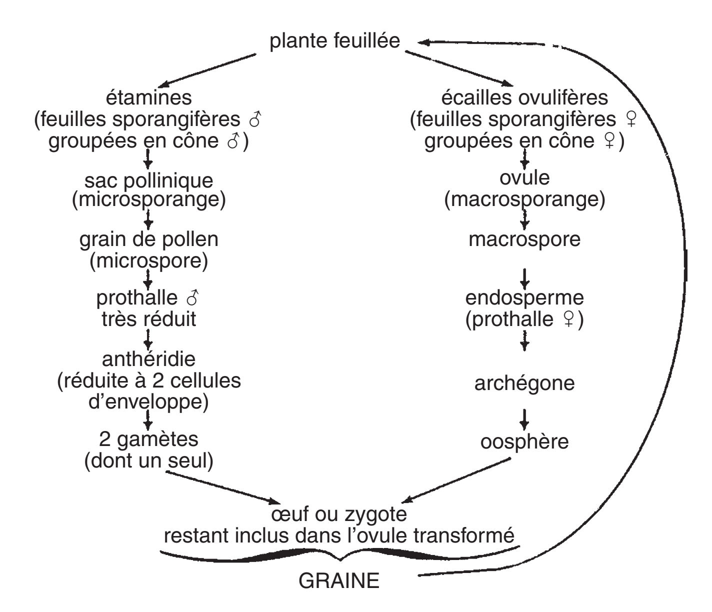
- les épis sporangifères, des *cônes*;
- les feuilles sporangifères mâles, des *étamines*;
- les feuilles sporangifères femelles, des *écailles ovulifères*;
- les microsporanges, des *sacs polliniques*;
- les macrosporanges, des *ovules*[34];
- les microspores, des *grains de pollen*[35];
- le massif prothallien femelle, un *endosperme*.

Mais surtout ce cycle est totalement original sur deux points :

1. La macrospore ne doit pas tomber à terre pour permettre au prothalle de produire ses archégones, mais elle reste incluse et se «prothallise» dans le macrosporange ou ovule resté sur la plante feuillée (endoprothallie). Bien plus, *après la fécondation*, l'ensemble demeure en place jusqu'à la formation d'une jeune plante en miniature ou *embryon*.

Il en résulte que le prothalle femelle, enchassé dans les tissus de l'ovule, ne devient *à aucun moment chlorophyllien* et que les éléments nécessaires à la croissance de l'embryon sont fournis par la plante mère sur laquelle il vit *en parasite*.

Le cycle de développement peut être ainsi résumé :



34. De façon générale (*cf.* p. 41), l'ovule est formé d'un tissu central, le *nucelle*, qu'entoure un (ou plusieurs) *tégument* protecteur; ce (ou ces) dernier correspond à un (ou plusieurs) segment de feuille sporangifère et le nucelle seul au macrosporange.
35. En toute rigueur les grains de pollen ne sont pas l'équivalent des spores uninucléées des fougères car, quand les grains quittent les sacs polliniques, ils se sont déjà divisés et comprennent plusieurs cellules formant un minuscule prothalle.

Aux termes près, il est identique à celui des ptéridophytes hétérosporés les plus évolués, comme les Sélaginelles.

L'*alternance des générations*, avec très forte prédominance du sporophyte, est ainsi fondamentalement la même pour les ptéridophytes et les Gymnospermes.

À maturité, c'est *l'ensemble macrosporange-macrospore prothallisée-jeune embryon qui se détache de la plante mère et va assurer la dissémination de l'espèce* : c'est une *graine*, organe nouveau, absolument original.

Celle-ci introduit dans le cycle vital une *discontinuité*.

En effet, la graine se dessèche avant d'être disséminée et *l'embryon s'y trouve dans un état de vie ralentie*. De plus, cette graine ne germera qu'après *une certaine période de repos* (*cf.* p. 43).

Cette *période de repos ou dormance* n'existait pas chez les bryophytes et les ptéridophytes. Elle permet aux Conifères, qui vivent surtout dans les régions froides de s'adapter à l'alternance des saisons. On en conçoit toute l'importance.

La graine est le premier apport fondamental des Conifères à l'évolution.

2. Le second est d'avoir rendu *la fécondation indépendante de la présence d'eau* :

Le transport des gamètes mâles à *travers les tissus* qui surmontent les archégones est assuré par un *tube pollinique*.

Il est à noter qu'*à aucun moment les gamètes* (réduits au noyau, à une mince couche cytoplasmique et à la membrane plasmique) ne sont en contact avec le milieu extérieur.

Enfin, si l'on compare *l'appareil végétatif* des ptéridophytes à celui des Conifères, on observe que ce dernier est plus *perfectionné* :

- les vaisseaux (fig. 8.9), toujours imparfaits et à rôle de soutien, ont des ponctuations complexes, dites *aréolées* (du latin *area*, petite surface) ;
- la ramification n'est plus de type dichotomique mais *latéral* et, généralement, le bourgeon apical présente une croissance indéfinie.

Il est à remarquer que cette *ramification* se traduit au niveau du cône femelle par un axe ramifié, non comparable à l'axe simple de la portion femelle de l'épi des Sélaginelles.

Cet axe ramifié annonce *l'inflorescence des Angiospermes* :

- la croissance en longueur n'est plus réalisée par une cellule apicale mais par un *méristème* ;
- les tiges et les racines peuvent s'élargir par le *jeu d'assises circulaires* apparaissant secondairement, lorsque la plante a acquis une certaine taille : ce sont les *méristèmes secondaires* (fig. 5.2) ; ils permettent aux arbres d'atteindre de grandes dimensions. De fait, les Gymnospermes, avec les Séquoias qui, atteignant 120 mètres de haut, comprennent les arbres les plus grands au monde.

Principales variations

Les Conifères forment un ensemble homogène : les variations les plus intéressantes concernent le *cône femelle*.

Nous mentionnerons seulement que :

- les cônes mâles et femelles peuvent être portés sur des pieds différents (espèce *dioïque*) ; exemples : l'If, l'Araucaria et le Genévrier ;

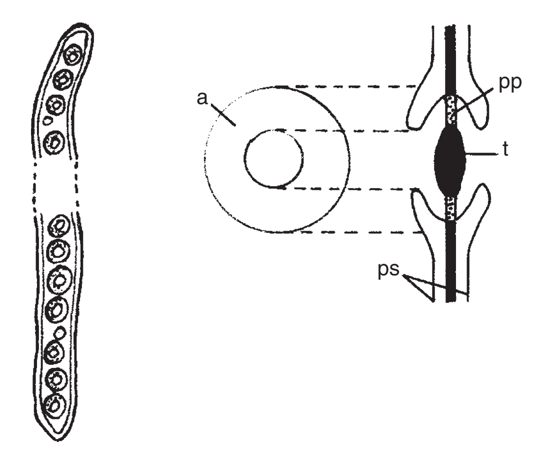


Fig. 8.9.
Trachéide (vaisseau imparfait) à ponctuations aréolées.
À gauche, vue générale ; à droite, détail d'une ponctuation vue de face et en coupe longitudinale. *pp*, paroi primaire réduite à des fibrilles de cellulose et à un revêtement de pectine, donc très perméable ; *ps*, paroi secondaire lignifiée (imperméable) dont le rebord forme un dôme (aréole) ; *t*, torus, lignifié. La circulation de l'eau dans les trachéides aréolées est beaucoup moins rapide que dans les vaisseaux parfaits des Angiospermes. En revanche les risques d'obturation par des bulles d'air y sont réduits. Les trachéides forment ici un bois homoxylé, c'est-à-dire formé d'éléments de même diamètre, un type limité aux Gymnospermes et à quelques Angiospermes primitifs.

- l'écaille ovulifère et la bractée qui l'axille peuvent être libres (Pin, Sapin) ou plus ou moins concrescentes à maturité (Cyprès) ;
- le cône femelle est réduit à quelques écailles ovulifères chez certaines espèces.

Il peut alors devenir *charnu*, comme chez les Genévriers où les trois écailles portant les ovules deviennent concrescentes et molles et forment la *galbule* ou « baie » de Genièvre (fig. 8.10).

Ou encore il ne comporte qu'une ou deux graines fertiles dont le tégument s'entoure à maturité d'une excroissance charnue ou *arille* (du latin *arillus*, grain de raisin) : c'est le cas de l'If où cette dernière est d'un beau rouge (fig. 8.11).

D'autres variations plus secondaires touchent le nombre des sacs polliniques, l'absence de ballonnets sur les grains de pollen, la réduction plus ou moins poussée des prothalles mâles…

Par exemple, le pollen des Araucarias, espèces à caractères primitifs de l'hémisphère Sud, est dépourvu de ballonnets et possède encore une quarantaine de cellules prothalliennes.

Importance des Conifères

Prenant le relai des ptéridophytes, les Conifères ainsi que les autres Gymnospermes furent dominants à l'ère Secondaire : ils connurent leur apogée au Jurassique, il y a quelques 170 millions d'années, avec plus de 20 000 espèces. Détrônés à leur tour par les Angiospermes, les Conifères ne sont plus représentés à l'heure actuelle que

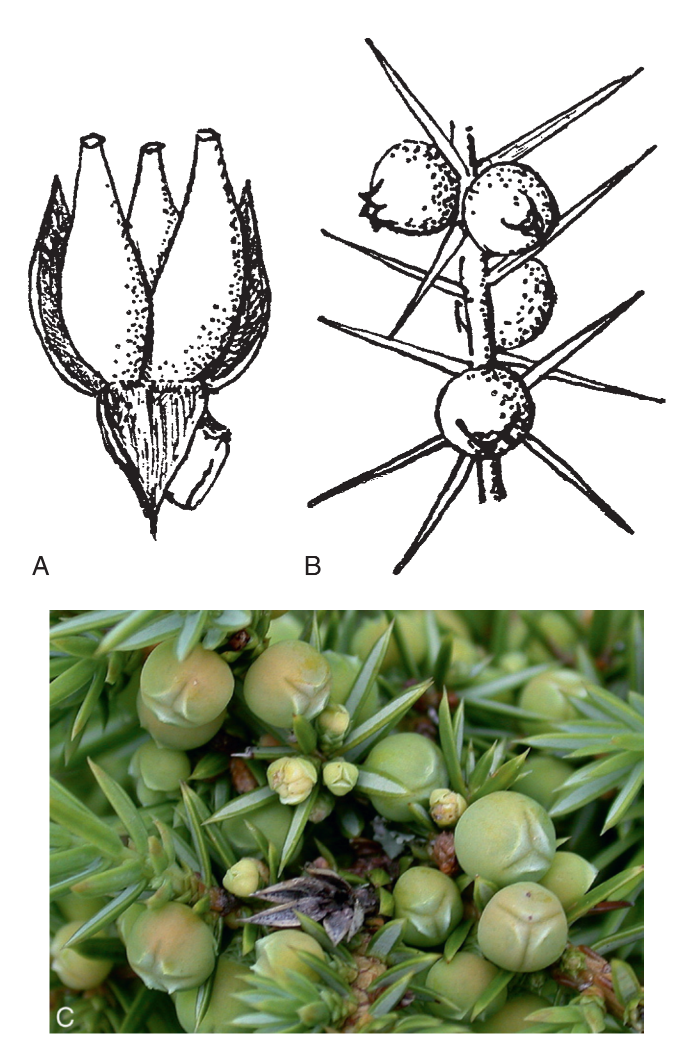


Fig. 8.10.
Genévrier.
A : cône jeune au moment de la pollinisation (x 10), constitué de 3 feuilles ovulifères portant chacune un ovule. B et C : cônes développés (« baies » de Genévrier) sur un rameau feuillé; chaque cône est devenu un organe globuleux, charnu dont on distingue, au sommet, les pointes des trois feuilles ovulifères coalescentes qui le constituent.

par 510 espèces, réparties en 7 familles : *Pinacées* (Pins, Sapins, Épicéas, Mélèzes, Cèdres…), *Cupressacées* (Cyprès, Genévriers…), *Taxodiacées* (Séquoias, Cyprès-chauve…), *Taxacées* (Ifs…), *Araucariacées*, *Podocarpacées* et *Sciadopityacées*.



Fig. 8.11.
If.
Fragment de branche portant la graine mûre (*ar*, arille, expansion charnue de la graine d'origine funiculaire).

Les Conifères sont l'élément dominant des grandes forêts froides (sibériennes, canadiennes…) de l'hémisphère Nord. Partout ailleurs, excepté en montagne, à l'étage des résineux subalpins et en Méditerranée (Pins), l'importance des Conifères est faible.

On utilise leur bois (poteaux, agglomérés. mobiliers, pâte à papier surtout) et leur résine (essence de térébenthine, colophane). Le taxol, principe actif extrait de l'If du Pacifique (*Taxus brevifolia*), présente des propriétés antitumorales.

On rencontre le plus souvent :

- les Sapins, Épicéas, Mélèzes en montagne ;
- les Pins en montagne et en Méditerranée ;
- le Genévrier commun est le Conifère spontané le plus fréquent dans la région parisienne et vers le nord du pays.

Les Ifs, les Cèdres, les Séquoias et bien d'autres espèces ornementales sont cultivés. Les Cyprès, si caractéristiques des paysages provençaux, sont en fait plantés comme brise-vent et pour l'ornement ; leur pollen est responsable d'allergies respiratoires en fin d'hiver.

Gnétopsides = Éphèdres, Gnètes et Welwitschie

Les Gnétopsides, classe parfois incluse dans les Pinopsides, se limitent à trois genres :

- les Éphèdres (*Éphédracées*), fig. 8.12, buissons à port de Prêle (environ 40 espèces), se rencontrent dans les zones sèches montagnardes et méditerranéennes. Certaines espèces de l'Himalaya sont médicinales ;
- les Gnètes (*Gnétacées*), fig 8.12, sont des lianes tropicales (30 espèces) ;
- la Welwitschie (*Welwitschiacées*), fig. 8.13, vit dans le désert du Namib (Afrique australe).

Les Gnétopsides ont la particularité de protéger leurs micro- et macrosporophylles par des enveloppes bractéennes, ce qui rappelle la fleur des Angiospermes. De même les étamines sont pourvues d'un *filet* et parfois de *nectaires*. Mais les organes reproducteurs restent *unisexués* et très généralement dioïques.

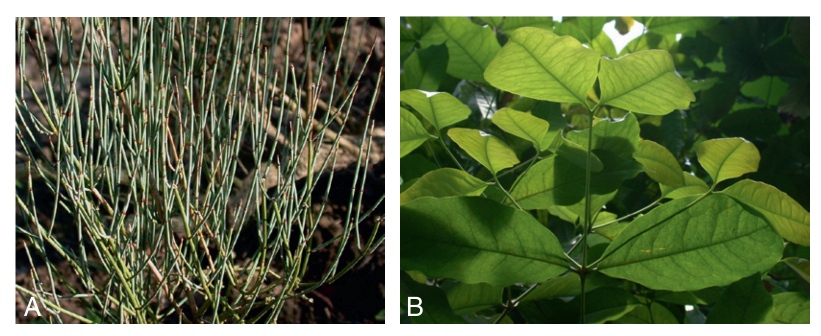


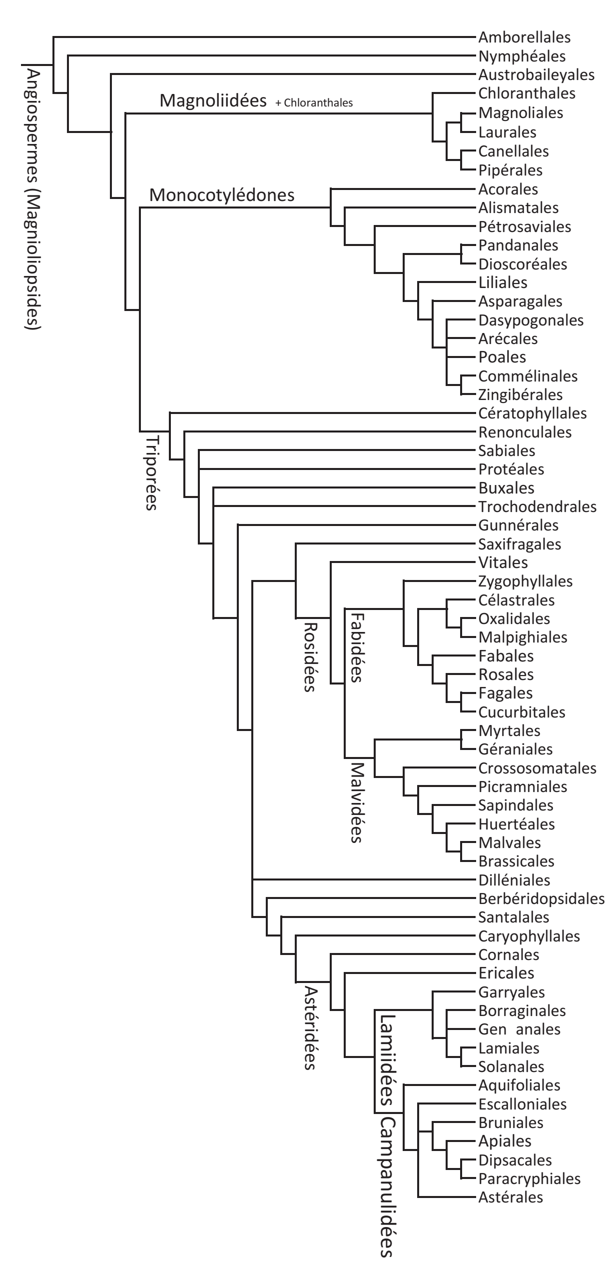
Fig. 8.12.
Gnétophytes.
A. *Éphèdre* : tiges chlorophylliennes et feuilles opposées réduites en écailles B. *Gnète* : tige à larges feuilles opposées (B).



Fig. 8.13.
Welwitschie.
Plante fertile (*f*, feuilles ; *or*, organes reproducteurs ; *t*, tige). Les deux feuilles (3 mètres), plus ou moins laciniées avec l'âge, correspondent aux cotylédons. La *Welwitschie* est un genre *néoténique* (ce terme se dit d'une plante ou d'un animal se reproduisant à un stade juvénile).

La présence de *vaisseaux parfaits* est un caractère évolué, de même qu'une ébauche de double fécondation chez les Éphèdres (*cf.* note p. 73).

Les données moléculaires rapprochent toutefois les Gnétopsides des Pinopsides et leurs caractères angiospermiens ne sont que des convergences.



Cladogramme des Angiospermes (d'après APG3)
Seuls les clades sont indiqués ; les grades sont présentés dans le texte ; tous les ordres reconnus sont cités ici mais certains, d'importance mineure, ne sont pas présentés dans cet Abrégé.

9 Classe des Angiospermes ou Plantes à ovaires

Caractères généraux des Angiospermes

C'est une *classe*[36] *immense* (fig. 9.18) comprenant 266 800 espèces connues groupées en 410 familles réparties en 58 ordres et dont la morphologie – arbres, arbustes, herbes… – est des plus variables.

À l'échelle du globe, exceptées quelques zones de végétation particulières (forêt de Conifères des régions froides, Lichens et Mousses des toundras, forêt tropicale à fougères arborescentes…) les Angiospermes sont partout dominantes depuis le début de l'ère tertiaire.

Les Angiospermes, par rapport aux Gymnospermes, sont fondamentalement définies par *trois caractères* :

- les organes reproducteurs se groupent en *fleurs* bisexuées ;
- l'*ovaire* et le *fruit* : les écailles ovulifères ou *carpelles* (du grec *karpos* : fruit) forment un *ovaire* entourant complètement les ovules – d'où le nom d'Angiospermes donné à cette classe (du grec *aggeion*, petite urne) – et, après la fécondation, se transforment en *fruit* ;
- le gamétophyte femelle, situé dans l'ovule et appelé *sac embryonnaire*, est le siège d'une *double fécondation,* l'une, classique, à l'origine de l'*embryon*, l'autre à l'origine de *l'albumen*, tissu de réserve des graines.

Appareil végétatif

Il est très perfectionné :

Le xylème se différencie en *vaisseaux* à rôle conducteur et en *fibres* à rôle de soutien. Les vaisseaux sont rayés, réticulés, ponctués et *leurs cloisons transversales disparaissent,* permettant une circulation continue de la sève : de tels vaisseaux sont dits parfaits (en fait les plus jeunes vaisseaux, annelés ou spiralés, gardent leurs cloisons transversales et sont « imparfaits » comme ceux des ptéridophytes et des Gymnospermes).

Le phloème différencie, en plus des tubes criblés, des cellules compagnes.

La ramification est toujours *latérale*, non dichotomique : chaque rameau est alors axilé par une feuille modifiée ou *bractée* (souvent caduque).

L'accroissement en largeur se fait par le jeu de *méristèmes secondaires*, comme chez les Gymnospermes.

Les formes *herbacées* et *annuelles* sont nombreuses, avec pour conséquence une maturité sexuelle plus rapide (les arbres ne produisent des graines qu'au

36. Depuis 2009, APG3 propose de considérer les Angiospermes comme une classe et non plus comme un embranchement.

bout de plusieurs années), ce qui permet une reproduction accélérée de l'espèce et, par la suite, un brassage des combinaisons génétiques favorables à l'apparition de variétés ou même d'espèces nouvelles. C'est là un phénomène proche de la *néoténie* et correspondant à la possibilité de reproduction d'organismes juvéniles. Ces perfectionnements se concrétisent finalement par une extrême diversification des formes : des plantes bulbeuses aux plantes cactiformes, des plantes en coussinets aux troncs de plus de 100 m des Eucalyptus, des lianes de plus de 300 m de long aux herbes et aux plantes flottantes, tous les types se rencontrent chez les Angiospermes.

Appareil reproducteur

Il est innovant :

Inflorescence

Les fleurs se groupent en *inflorescence*, dont on distingue deux types fondamentaux :

- la *grappe* et ses variétés (fig. 9.1 de 1 à 6) dont l'axe principal ne porte généralement pas de fleur (inflorescence indéfinie) ;
- la *cyme* (fig. 9.1 de 7 à 10) où une fleur termine chaque fois l'axe principal (inflorescence définie).

Le passage d'une tige à développement végétatif (elle forme alors indéfiniment des bourgeons à l'origine de nouvelles ramifications végétatives) à l'inflorescence (les bourgeons se transforment en fleurs) est sous *dépendance génétique*. Les mutants *floricaula l (flo-l)* et *mère l (ap-l)* isolés chez l'Arabette et le Muflier sont caractérisés par le remplacement des fleurs à l'aisselle des bractées par des pousses à croissance indéfinie qui présentent à leur tour des bractées axillant d'autres pousses et cela indéfiniment. Au contraire chez le mutant *centroradialis* (Muflier), une fleur termine la grappe. Le *phytochrome*, pigment récepteur de la lumière, intervient dans l'activation des gènes.

Fleurs

Chaque fleur est reliée à l'axe de l'inflorescence par un *pédicelle*. La figure 9.2 (coupe florale) permet de définir la région inférieure de la fleur, située du côté de la bractée et la région adossée à l'axe ou région supérieure. Les organes *sexuels* sont groupés en fleurs bisexuées au sommet du pédicelle floral plus ou moins élargi (fig. 9.2) en *réceptacle* :

Le réceptacle, peut être bombé en *thalamus*[37], plan, ou creusé en forme de coupe.

Les *carpelles* occupent le centre de la fleur : ils forment le *gynécée* (du grec *gunê*, femme) ou *pistil* (du latin *pistillus*, pilon). Les carpelles restent libres entre eux (*apocarpie*, du grec *apo*, éloignement) ou se soudent en un seul organe (*syncarpie*, du grec *sun*, avec, ensemble). Autour des carpelles, l'ensemble des

37. Du grec *thalamos*, couche nuptiale, le thalamus porte les éléments réproducteurs mâles et femelles.

étamines constitue *l'androcée* (du grec *andros*, mâle). Les étamines sont plus évoluées que celles des Gymnospermes : les 4 sacs polliniques – groupés en deux *loges* dont l'ensemble est appelé *anthères* (de *anthos* : fleur) – sont portés par un filament ou *filet*.

Gynécée et androcée sont à leur tour protégés par des feuilles ou bractées modifiées, le *périanthe*, différenciées le plus souvent en deux enveloppes :

- à l'extérieur, le *calice* (du latin *calix*) comprenant des feuilles transformées, les sépales, généralement verts;
- à l'intérieur, la *corolle* (du latin *corolla*, petite couronne) dont les pièces élémentaires ou *pétales* (en grec *petalon*) sont généralement de couleurs vives

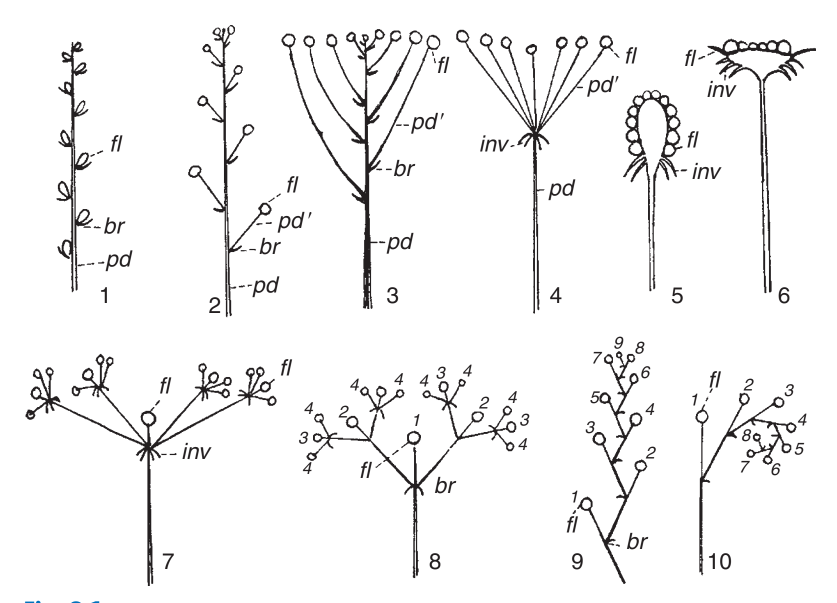


Fig. 9.1.
Inflorescences.
De 1 à 6 inflorescences indéfinies : le bourgeon terminal ne produit généralement pas de fleur puis cesse la croissance de l'axe. Les pédicelles (axes secondaires portant les fleurs) proviennent donc de bourgeons latéraux. En 1, épi; en 2, grappe; en 3, corymbe; en 4, ombelle, en 5 et 6, capitules. De 7 à 10, inflorescences définies : l'axe primaire porte une fleur qui occupe l'extrémité de celui-ci et se différencie la première. Des pédicelles naissent à l'aisselle des bractées de l'axe primaire; ils se comportent à leur tour comme l'axe primaire et ainsi de suite. La floraison, dans ce type d'inflorescence, contrairement au précédent, progresse du centre vers la périphérie. En 7, cyme multipare; en 8, cyme bipare; en 9, cyme unipare hélicoïde; en 10, cyme scorpioïde[38] (*pd* et *pd'*, pédoncule et pédicelle; *fl*, fleur; br, bractée-mère; *inv*, involucre de bractées.

38. La cyme scorpioïde est une cyme unipare hélicoïde enroulée en queue de scorpion : sur le schéma (fig. 37-10), les bractées paraissent tournées du même côté car la cyme est une cyme unipare hélicoïde simplement vue de profil et non en plan, pour montrer l'enroulement.

(les sépales alternent généralement avec eux et semblent séparer les pétales d'où le terme de *sépale*).

L'ensemble est très condensé : c'est une *fleur*[39].

- Chez les espèces les plus primitives, les diverses pièces florales sont insérées en hélice : *leur nombre est mal fixé* et on observe fréquemment des intermédiaires : passage insensible entre feuilles et sépales, entre pétales et étamines.
- Chez les espèces évoluées, *l'hélice se rompt* en un certain nombre de cercles (cycles ou *verticilles*), tandis que le nombre des pièces florales se stabilise : on parlera d'un calice *trimère* (à trois pièces), d'une corolle *pentamère* (à cinq pièces)…

Les pièces florales cherchant à occuper l'espace le plus favorable à leur épanouissement, les cycles subissent des décalages mutuels aboutissant à leur *alternance régulière*. Autrement dit, les pétales ne sont pas superposés aux sépales mais alternent avec eux ; de même, le premier cycle d'étamines n'est pas superposé aux pétales mais l'est aux sépales…

Dans le bouton, les pièces florales sont disposées de différentes façons, selon leur disposition cyclisée (*valvaire* : bord à bord ; *tordue* : chaque

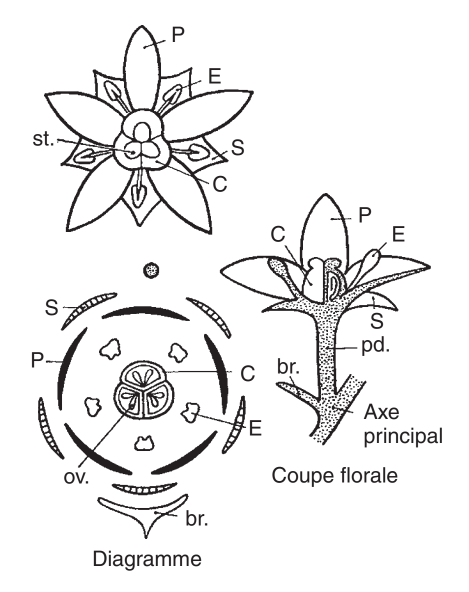


Fig. 9.2.

Organisation de la fleur.

(*br*, bractée ; *pd*, pédicelle ; *S*, sépales ; *P*, pétales ; *E*, étamines ; *C*, carpelles ; *ov*, ovules ; *st*, stigmates).

39. Les notions de fleur et d'inflorescence (*cf.* les généralités sur les Spermatophytes, p. 44 et l'étude des Euphorbiacées, p. 159) sont, en fait, très délicates. Ainsi, certains auteurs considèrent déjà les Gymnospermes comme des plantes à fleurs. Cependant la fleur formant *un tout physiologique* (organe *bisexué*, très *contracté*) n'apparaît qu'avec les Angiospermes.

bord recouvre l'autre (fig. 9.3), *spiralée* (*quinconciale*) ou intermédiaire (*imbriquée*).

Les fleurs ainsi décrites sont dites « régulières », les pièces florales étant disposées en hélice ou en verticilles au sommet du pédicelle. L'acquisition d'un plan de symétrie bilatérale (le plus souvent vertical, ce qui permet de distinguer une partie dorsale et une partie ventrale) conduit aux fleurs *zygomorphes* (du grec *zugos*, joug). Quelques rares fleurs (Balisiers, Marronniers…) ne présentant aucun plan de symétrie (ni régulières, ni zygomorphes) sont appellées *irrégulières*[40].

Différenciation florale

Ainsi que l'énonça dès 1831 le poète Goethe, les organes floraux sont tous homologues : ils proviennent de la spécialisation des feuilles.

Ébauche florale

Le passage du *méristème végétatif* (qui assure une croissance indéfinie de l'axe qui le porte) au *méristème floral* (qui en arrête la croissance) résulte du changement des vitesses de croissance de la zone centrale (le *dôme*) et de la zone périphérique annulaire où s'initient les feuilles :

- dans le méristème végétatif en fonctionnement, le rythme de production des feuilles est compatible avec la reconstitution du dôme méristématique après chaque émergence foliaire ;

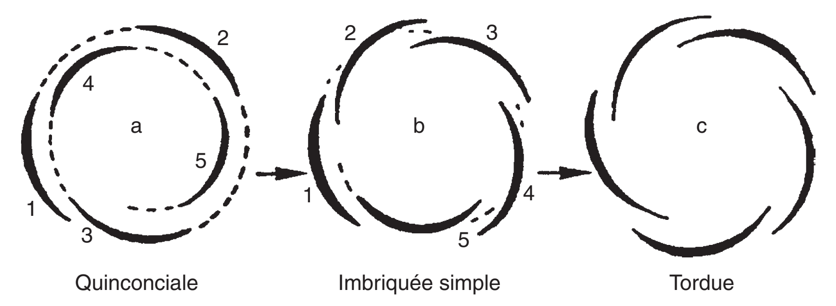


Fig. 9.3.
Préfloraison quinconciale (a), imbriquée simple (b) et tordue (c).
Dans la préfloraison quinconciale, la plus ancienne, la disposition des pièces selon deux tours de spire correspond au mécanisme de la pentamérisation à partir de deux verticilles (fig. 11.61). Les pièces externes, recouvrantes – 1 et 2 –, apparaissent d'ailleurs souvent les premières dans le bouton floral suivies des pièces 3, 4 et 5. En b et c, la cyclisation se poursuit : dans la préfloraison *imbriquée* simple une certaine dissymétrie demeure avec une pièce entièrement recouvrante. Dans la préfloraison tordue, la cyclisation est achevée : toutes les pièces sont identiques et apparaissent en même temps. (Le terme de *préfloraison* s'applique plus spécifiquement aux sépales. Pour les pétales, on utilise le terme d'*estivation*).

40. En parallèle avec le règne animal, les fleurs régulières sont comparables aux méduses et étoiles de mer, les fleurs zygomorphes aux vertébrés et les fleurs irrégulières aux escargots par exemple.

- au contraire, lors du passage à la fleur, la production très rapide des pièces florales envahit le dôme qui n'a plus le temps de se régénérer et disparaît : la fleur termine l'axe.

La disposition des pièces florales ne *prolonge* celle des feuilles sous-jacentes que chez les fleurs *en hélice* primitives.

Chez la majorité des fleurs, la formation rapide et pratiquement synchrone des diverses ébauches florales amène une disposition en *cycles* imbriqués (l'alternance des verticilles).

Différenciation des organes floraux

Les mécanismes mis en jeu commencent à être connus (fig. 9.4). Chez l'Arabette des dames (*cf.* p. 202), le gène *LEAFY* (il en existe un analogue chez le

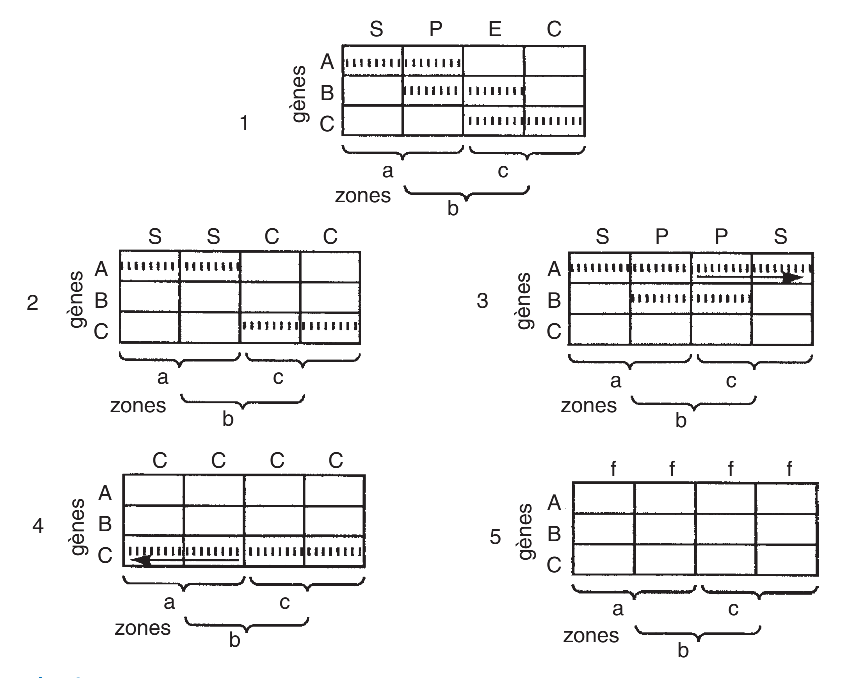


Fig. 9.4.
« Modèle ABC » de la différenciation florale chez l'Arabette et le Muflier.
S = sépale, P = pétale, E = étamine, C = carpelle, f = feuille. Le méristème floral est divisé en trois zones chevauchantes :
– la région a correspondant aux verticilles des sépales (S) et pétales (P) ;
– la région b à ceux des pétales et étamines (E) ;
– la région c à ceux des étamines et des carpelles (C).
Chaque région est sous la dépendance de gènes nécessaires à la formation d'une structure normale et que l'on note, pour simplifier, fonction A, fonction B et fonction C. En hachures, les protéines codées. En *l'absence des protéines* codées par ces gènes, les ébauches florales ne sont plus informées de leur position et forment des organes normaux à des positions anormales.

Muflier, p. 243) intervient sur la zone b du méristème floral où se différencieront pétales et étamines. Chez le mutant *leafy*[41], cette zone du méristème se comporte comme dans une tige, c'est-à-dire qu'elle forme des ébauches disposées en hélice.

La présence d'une fleur régulière dans la mutation *cycloidea* du Muflier indique que le passage à une fleur *zygomorphe* est sous le contrôle du *gradient* antéro-postérieur d'une protéine induite génétiquement.

Le clonage des gènes a montré que des *séquences identiques* se rencontrent chez l'Arabette et le Muflier, plantes systématiquement éloignées. Cela indique que ces gènes *ont été très conservés au cours de l'évolution*.

Par ailleurs les clonages, notamment du gène *B* du Muflier (gène *DEFICIENS*) et celui du gène C de l'Arabette (*AGAMOUS*), ont montré que ces gènes sont à l'origine de facteurs de *transcription* contenant des *séquences analogues* à celles de protéines de l'homme (*Serum Reponse Factor*) et de levure (MCMI), c'est la *MADsbox*.

Androcée

Au niveau de quatre renflements à l'origine des futurs sacs polliniques de l'étamine, les cellules mères donnent naissance, après réduction chromatique, à un grand nombre de microspores uninucléées qui se transforment en grains de pollen binucléés (fig. 9.9); à maturité (fig. 9.5) les sacs polliniques confluent deux à deux : chaque loge ainsi formée s'ouvre par une fente de déhiscence, laissant échapper les grains de pollen que le vent ou les insectes emporteront sur les stigmates de l'ovaire.

Les grains de pollens ainsi transportés ne sont plus des spores mais déjà un véritable *prothalle mâle*; extrêmement réduit, à deux cellules seulement (cellule végétative et cellule reproductrice du grain de pollen); l'anthéridie est donc *virtuelle*.

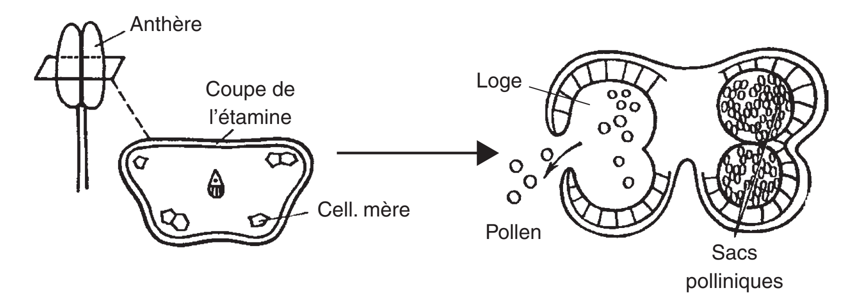


Fig. 9.5.
Mode de formation et de libération du pollen.
Les cellules mères, aux quatre angles de l'anthère, sont à l'origine de quatre sacs polliniques (confluents deux à deux pour former une loge).

41. Par convention, les noms des gènes normaux sont en lettres majuscules italiques, ceux des gènes mutés s'écrivent en minuscules italiques.

Chez plusieurs familles évoluées (*Apiacées*, *Astéracées*, *Poacées*…) le pollen contient généralement trois noyaux, c'est-à-dire que, avant même sa dispersion, la cellule reproductrice se divise en deux gamètes.

Gynécée

Le gynécée est formé de carpelles, homologues des écailles ovulifères des Gymnospermes ; il comprend à sa base une partie renflée appelée *ovaire* contenant les *ovules* et, au sommet, un *style* se terminant par un *stigmate* (fig. 9.6).

Ovaire

Les carpelles restent *indépendants* chez les espèces les moins évoluées : chacun d'eux se renfle à la base en un *ovaire simple*, uniloculaire[42], par le repliement de la feuille carpellaire autour de ses propres ovules et soudure de ses bords ventraux (fig. 9.6).

Chez les autres espèces, les carpelles *se soudent entre eux* et se renflent à la base en un *ovaire syncarpé*. Cette soudure se fait elle-même de deux façons (fig. 9.6) :

- soit par soudure de carpelles déjà refermés sur eux-mêmes (fig. 9.6) : il en résulte un ovaire *pluriloculaire* (du latin *plures*, nombreux) dont les ovu-

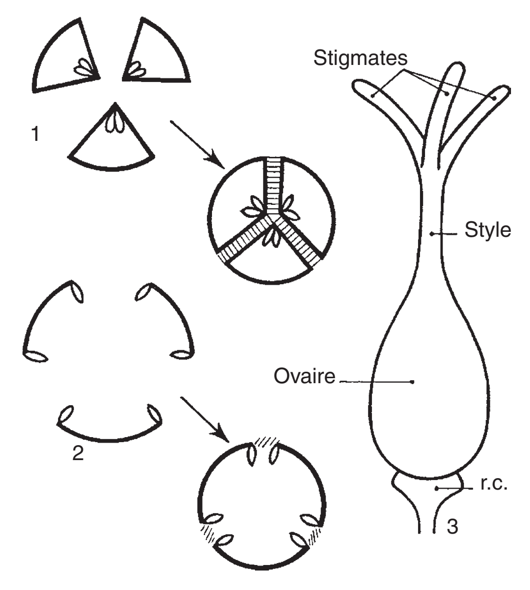


Fig. 9.6.
En 1 et 2, *modes de formation des ovaires syncarpés* : pluriloculaire (en haut) et uniloculaire (en bas) ; en 3, est représenté un ovaire syncarpé surmontant le réceptacle floral, *r.c.*

42. Du latin *locula*, loge, logette

les occupent le centre; la *placentation*[43] est *axiale* et l'on dit que l'ovaire est composé de carpelles «fermés». La paroi, formée par la soudure de 2 carpelles contigus, est appelée cloison ou *septum*;

- soit, c'est le mode le plus évolué, directement par soudure bord à bord des carpelles restés ouverts (fig. 9.6) : on obtient un ovaire *uniloculaire* contenant tous les ovules dans une cavité close : ces derniers semblent placés sur les côtés (placentation dite *pariétale*; du latin *paries*, muraille) et l'on dit que l'ovaire est composé de carpelles «ouverts»[44].

Style et stigmate

Le gynécée différencie, au dessus de l'ovaire, un *style* surmonté d'un *stigmate* recouvert de papilles muqueuses dont le rôle est de recueillir le pollen. En effet, contrairement aux Gymnospermes, les grains de pollen ne peuvent parvenir directement au contact des ovules enfermés dans la cavité close de l'ovaire, mais sont collectés par le stigmate au niveau duquel ils germent en formant chacun un *tube pollinique*.

Ovule

Contrairement à l'ovaire, l'ovule n'est pas une nouveauté car il apparaît déjà chez les Gymnospermes.

Les ovules sont entourés d'un ou deux *téguments* et leur forme symétrique s'ils sont dressés (structure primitive) ou asymétrique s'ils sont renversés ou tordus (structure évoluée), ce qui approche le micropyle de la paroi ovarienne et facilite la pénétration du tube pollinique (fig. 9.7).

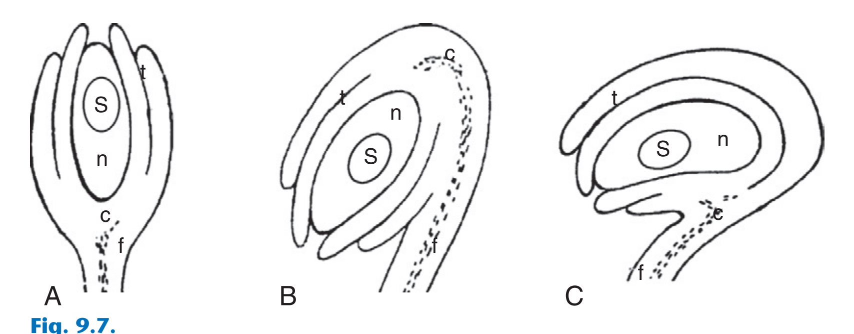


Fig. 9.7.
Les trois grands types d'ovules.
A : droit ou orthotrope (du grec *orthos*, droit). B : renversé ou anatrope (du grec *anatropé*, renversé). C : tordu ou campylotrope (du grec *kamptos*, recourbé). *f* : funicule. *t* : téguments. *c* : chalaze. *n* : nucelle. *s* : sac embryonnaire.

43. La région où, dans l'ovaire, s'attachent les ovules, est appelée *placenta*; le mode d'insertion des ovules est dénommé *placentation*.
44. Les termes «fermés» et «ouverts» appliqués aux carpelles ne doivent pas amener de confusion : que les carpelles soient «fermés» ou «ouverts», il en résulte toujours un ovaire *clos* et les ovules ne sont *jamais* au contact de l'atmosphère.

Sac embryonnaire

Dans chaque ovule contenu dans l'ovaire (un seul ovule est représenté sur le schéma) *une* cellule mère donne, après réduction chromatique, quatre *macrospores* à n chromosomes dont 3 dégénèrent rapidement (fig. 9.8).

La macrospore fertile se divise 3 fois et, à la suite de cloisonnements, il s'individualise 6 cellules et 2 noyaux qui s'organisent en un *sac embryonnaire*, nom du gamétophyte femelle des Angiospermes : une des 6 cellules est la cellule reproductrice (oosphère). L'archégone qui la produit est plus ou moins virtuelle, constituée selon certains auteurs, des deux cellules qui l'entourent, les *synergides*.

Le sac embryonnaire des Angiospermes comprend donc une oosphère, deux synergides, deux *noyaux polaires* et trois antipodes. S'il semble logique d'identifier l'oosphère des Angiospermes à celle des Gymnospermes, l'homologie des sept autres cellules du sac embryonnaire est très discutée et plusieurs théories (théorie de Porsch, théorie gnétalienne, théorie de Favre-Duchartre, de Vaudois et Tourte) s'opposent ; aussi ne les donnerons-nous pas dans cet abrégé.

Pollinisation

On peut distinguer deux étapes successives dans la pollinisation :

Le transport du pollen d'une fleur à l'autre

La fleur, lorsqu'elle est odorante ou très visible et de couleur vive, est souvent *pollinisée par les insectes*[45] (*entomogamie* ou pollinisation *entomophile*, du grec *entomon*, insecte), beaucoup plus précise que celle assurée par le vent (*anémogamie* ou pollinisation *anémophile*).

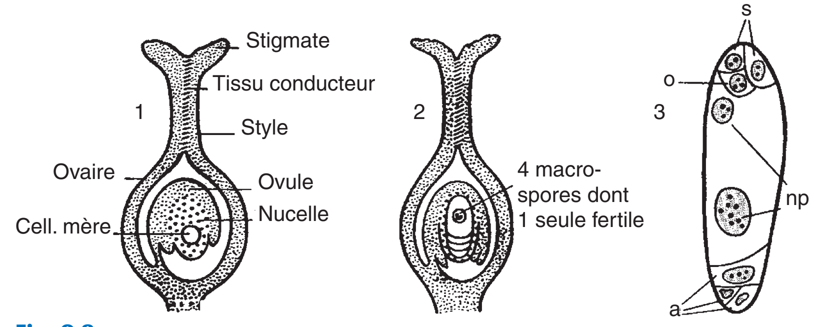


Fig. 9.8.
Apparition d'une cellule-mère dans le nucelle en 1, formation des macrospores en 2 et du sac embryonnaire en 3 : o : oosphère ; *s* : synergides ; *np* : noyaux polaires ; *a* : antipodes.

45. Parfois, ce sont des chauves-souris qui interviennent, notamment sur le Baobab et les Agaves ou d'autres animaux comme les Lémuriens sur l'Arbre du voyageur (Strélitziacées) à Madagascar. La pollinisation par les oiseaux est répandue dans les forêts tropicales : l'entomogamie est donc un cas particulier de la zoogamie.

Très généralement des organes spécialisés ou *nectaires* sécrètent du nectar dont se nourrissent certains insectes. L'apparition des nectaires a sans aucun doute été un déclencheur et un amplificateur des relations entre fleurs et insectes. C'est ainsi que l'importance croissante des Angiospermes, au tertiaire, s'est accompagnée d'un essor des insectes lécheurs et butineurs, l'un appelant l'autre (= co-évolution).

Inversement ces insectes étaient inconnus au début de l'ère secondaire lors de l'apparition des Gymnospermes : on rencontrait alors surtout des insectes broyeurs ou carnivores.

Le transport par les insectes et le vent permet la pollinisation entre individus différents (*pollinisation croisée*).

Toutefois certaines fleurs sont devenues secondairement autogames ou pratiquent un certain degré d'autogamie lorsque les conditions écologiques sont défavorables (par exemple s'il fait trop froid pour que les abeilles sortent) : elles sont alors fécondées par leur propre pollen (*autogamie*) : parfois dans ce cas la corolle ne s'ouvre pas (*cf.* les fleurs *cléistogames* des Violettes, p. 156). L'autogamie élimine les aléas du transport du pollen mais n'assure plus le brassage des gènes entre individus différents. Les plantes de grande culture (céréales…) sont généralement autogames.

Germination et progression du tube pollinique jusqu'à l'ovule

Les mécanismes empêchant la pollinisation entre espèces différentes reposent le plus souvent sur des *différences morphologiques prononcées* : taille des pollens, des papilles stigmatiques, pression osmotique de la sécrétion papillaire trop élevée pour le pollen…

L'auto-incompatibilité correspond au rejet par le pistil du pollen qui provient d'un même individu (ou d'individus provenant les uns des autres par multiplication végétative ou clonage). Elle n'est apparue qu'avec les Angiospermes[46] ; en favorisant le brassage des gènes, *elle est un des facteurs de leur réussite.*

Cette auto-incompatibilité est *d'origine génétique* ; elle est due à un *complexe génétique pluriallélique nommé « S »* (S, pour *Self-incompatibility*), ce complexe est analogue à celui codant les anticorps des animaux.

Cette auto-incompatibilité se produit lorsque pollen et tissus réceptifs de l'ovaire (stigmate, tissu conducteur du style…) possèdent chacun un même allèle. Des mécanismes de dominance peuvent se superposer et élargir la réponse.

L'incompatibilité s'exprime par l'intermédiaire de glycoprotéines correspondant aux différents allèles et se traduit par un bouchon de *callose* bloquant la croissance du tube pollinique ou encore la destruction des ARN polliniques par une *ARNase*. La séquence des mécanismes mis en jeu, de la reconnaissance des glycoprotéines à l'arrêt de croissance du tube pollinique, est encore inconnue.

De plus des différences existent pour chaque espèce :

- au niveau du pollen, les glycoprotéines correspondant aux allèles S1, S2…, sont, soit synthétisées par le noyau végétatif à n chromosomes du grain de pollen (incompatibilité dite *gamétophytique*), soit synthétisées par le tapis (tissu sporophytique à 2*n*) lors de la maturation des grains de pollen

46. Une amorce de ce complexe, simplifiée, existe chez quelques Gymnospermes.

(incompatibilité dite *sporophytique*). L'étude de la vitesse d'évolution des gènes indique que ce dernier mode d'incompatibilité rencontré par exemple chez les *Brassicacées*, les *Astéracées* est plus récent que le premier, présent chez les *Solanacées*;

- au niveau de l'ovaire, les mécanismes de reconnaissance ne s'expriment qu'à certains moments (par exemple le stigmate du Chou ne présente d'auto-incompatibilité que lorsqu'il est mûr) et à des niveaux différents : la réaction est uniquement stigmatique pour le Chou alors que chez le Tabac elle intervient au niveau du style.

Dans 5 % des cas, les mécanismes d'auto-incompatibilité sont remplacés ou se superposent à la *séparation des sexes dans l'espace* (espèces dioïques à pieds mâle et femelle; espèces monoïques à fleurs unisexuées; dispositifs mécaniques comme l'hétérostylie des Primevères, p. 220) ou *dans le temps* (pollen et ovule ne sont pas mûrs au même moment; nous en verrons plusieurs exemples chez les *Malvacées*, *Apiacées*, *Astéracées*…).

Lorsqu'il y a compatibilité, les grains de pollen germent : le noyau reproducteur se divise en 2 gamètes tandis que, aux dépens des réserves de cellulose de l'intine, se forme un tube pollinique qui chemine dans le tissu conducteur du style, puis dans la cavité ovarienne et finalement atteint l'ovule et l'oosphère (fig. 9.9).

Double fécondation

Avant tout, les Angiospermes sont caractérisées par une *double fécondation*[47] (fig. 9.10).

L'un des gamètes engendré par la division du noyau reproducteur du grain de pollen féconde l'oosphère – comme ce que nous avons vu dans les groupes précédents – pour donner l' «*œuf embryon*» à 2*n* chromosomes qui se divise aussitôt et donne naissance à l'embryon.

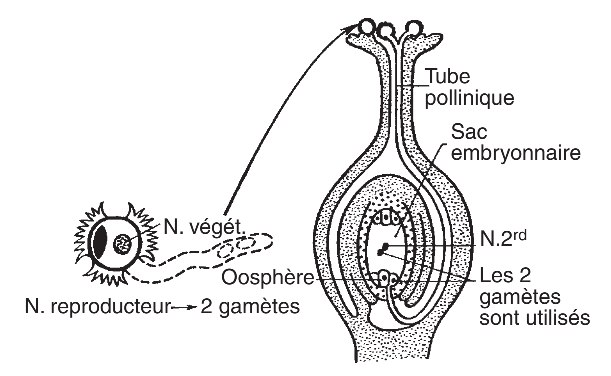


Fig. 9.9.
Germination du pollen et croissance du tube pollinique.

47. La double fécondation a été découverte en 1899 simultanément par le russe Navachine et le français Léon Guignard qui enseigna à la Faculté de Pharmacie de Paris. Christian Dumas, à l'École normale de Lyon, grâce à des techniques de microdissection et de digestion enzymatique, a réalisé, en 1994, la double fécondation *in vitro* chez le Maïs.

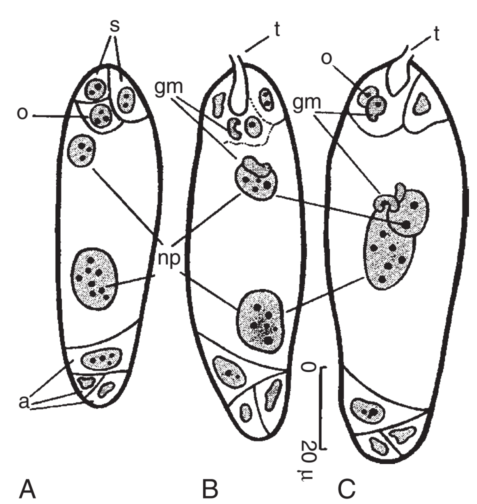


Fig. 9.10.
Double fécondation.
A : sac embryonnaire avant la fécondation. B : les deux gamètes mâles (*gm*) libérés par le tube pollinique (*t*) vont, l'un vers l'oosphère, l'autre vers l'un des noyaux polaires. Remarquer la destruction de l'une des synergides, due à l'impact du tube pollinique. C : les gamètes sont prêts à fusionner : en haut, l'un des gamètes mâles et l'oosphère, au centre l'autre gamète mâle et les noyaux polaires qui se réunissent préalablement (*o*, oosphère ; *s*, synergides ; *np*, noyaux polaires : *a*, antipodes).

Les deux noyaux polaires du sac embryonnaire, fusionnent pour former le noyau secondaire à 2*n* chromosomes, lequel s'unira au deuxième gamète (« double fécondation ») pour donner l' « œuf albumen » à 3*n* chromosomes, qui donne naissance à un *massif cellulaire à 3n chromosomes* : *l'albumen* (du latin, *album*, blanc ; la couleur des albumens est blanche).

La double fécondation (et sa conséquence la formation d'albumen) est le meilleur critère permettant de définir les Angiospermes[48].

Formation de l'albumen

L'albumen digère les restes du prothalle, envahit toute la cavité de l'ovule ; c'est un tissu riche en substances de réserves, aux dépens duquel l'embryon va se développer (fig. 9.11). L'albumen, tissu à 3*n* chromosomes[49], se substitue ainsi au prothalle femelle, tissu à *n*, dans son rôle nourricier : c'est là un

48. Chez les Gymnospermes, le second gamète mâle ou bien dégénère, ou bien, plus rarement, assure la fécondation d'un second archégone (appelé d'ailleurs lui-même à *dégénérer*). Chez l'Éphèdre (*cf.* p. 59), le second gamète fusionne avec la cellule sœur de l'oosphère, mais après quelques divisions les noyaux formés avortent et ne donnent pas naissance à un tissu de réserve.
49. Par un mécanisme d'*endoploïdie* les cellules de l'albumen deviennent polyploïdes, ce qui favorise la biosynthèse de molécules destinées à l'alimentation de l'embryon.

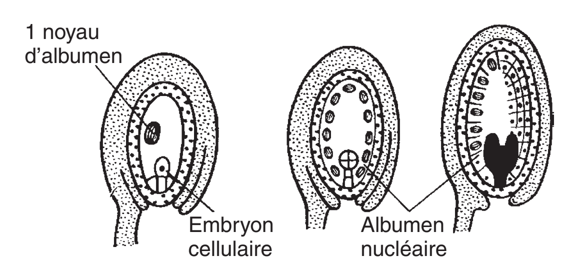


Fig. 9.11.
Formation de l'albumen.

perfectionnement, la nourriture de l'embryon *étant mieux assurée par un tissu de réserve polyploïde.*

De plus, il y a *économie*. Chez les Gymnospermes, les réserves sont en partie mises en place (endosperme) *avant* la fécondation d'où perte de substance si, par hasard, l'ovule n'est pas fécondé… tandis qu'ici le tissu de réserve ne se développe que s'il y a fécondation.

Formation de la graine

Lorsque l'embryon a différencié un point végétatif, amorce de la future tige, une ou deux feuilles (les cotylédons) et une radicule (fig. 9.12), l'ensemble (à quelques exceptions près, voir p. 43) se déshydrate et entre à l'état de vie ralentie à l'abri des téguments sclérifiés; l'ovule fécondé s'est transformé en graine, laquelle, après un temps de repos plus ou moins long, germera et donnera une nouvelle plante feuillée.

Fruits

Après la fécondation, tandis que les ovules deviennent des graines, *l'ovaire se transforme en un fruit* qui peut être déhiscent ou indéhiscent.

L'ovaire constitue une avancée évolutive majeure : il procure une *meilleure protection des ovules*; il intervient dans les *mécanismes d'auto-incompatibilité* (p. 71) et facilite le *guidage du tube pollinique*; après la fécondation, devenu fruit, il intervient dans la *dissémination* des graines (p. 78).

Fruits déhiscents

Les fruits déhiscents sont *pluriséminés* c'est-à-dire qu'ils contiennent de nombreuses graines. *Des mécanismes de déhiscence assurent la libération* de leur contenu :

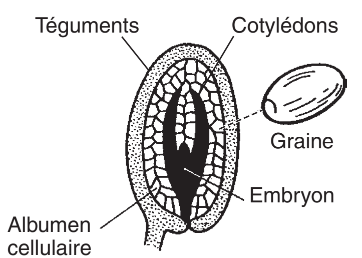


Fig. 9.12.
Formation de la graine.

le tégument des graines est résistant, généralement épais, souvent pourvu de dispositifs favorisant leur transport par l'air ou les animaux (soies, crochets, présence d'une dépendance tégumentaire succulente ou vivement colorée, appelée *arille* [excroissance charnue d'origine funiculaire], *arillode* [excroissance charnue d'origine micropylaire] dont les animaux sont friands…).

Qui dit fruit déhiscent, dit fruit sec[50]. En effet, les mécanismes de déhiscence, plus ou moins comparables à ceux que nous avons vus chez les sporanges de fougères ou les étamines de Conifères, exigent des tissus en partie lignifiés que les variations hygroscopiques font «jouer» et finalement rompre aux zones de moindre résistance : fentes, pores…

On distingue plusieurs variétés de fruits déhiscents selon qu'ils dérivent d'un ovaire simple ou composé et suivant leurs modes d'ouverture qui sont réalisées :

- soit au niveau de la suture de la feuille carpellaire ou des carpelles;
- soit au niveau de leur nervure dorsale;
- soit de part et d'autres des placentas;
- ou encore de façon particulière.

Gousses et follicules

Ces fruits proviennent d'un ovaire simple; la *gousse* est généralement issue d'une seule fleur (ex : *Fabacées*), contrairement aux *follicules* (chaque fleur est à l'origine de plusieurs follicules, ex : Pivoine, Hellébore); la déhiscence est suturale chez le follicule; *double*, suturale et dorsale chez la gousse (fig. 9.13).

Capsules

Les capsules proviennent d'un ovaire syncarpé et d'une seule fleur; pluriloculaires elles sont issus de carpelles fermés, uniloculaires, de carpelles ouverts; siliques et pyxides sont des cas particuliers (fig. 9.14).

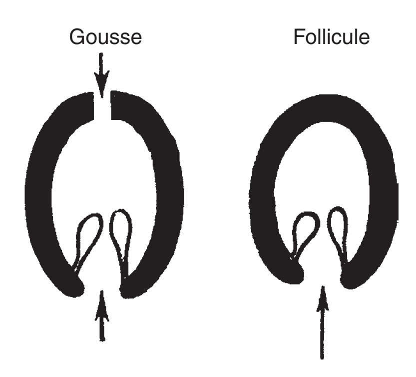


Fig. 9.13.
Gousse et follicule.
Principe de la déhiscence du carpelle vu en coupe transversale.

50. Exceptionnellement, le Cornichon d'âne (*Ecballium*, Cucurbitacées) et l'Impatiente (Balsaminacées) ont des fruits charnus à déhiscence explosive mettant en jeu des mécanismes de pression osmotique.

Exemples à 3 carpelles	Carpelles fermés : placentation axiale	Carpelles ouverts : placentation pariétale
Déhiscence suturale	Doit s'accompagner d'une délamination des septums : capsule septicide	Capsule septicide
Déhiscence dorsale	Capsule loculicide	Capsule loculicide
Déhiscence paraplacentaire	Doit être complétée d'une autre déhiscence : capsule septifrage	Capsule paraplacentaire, (la silique en est un cas particulier à 2 carpelles)

Déhiscences particulières

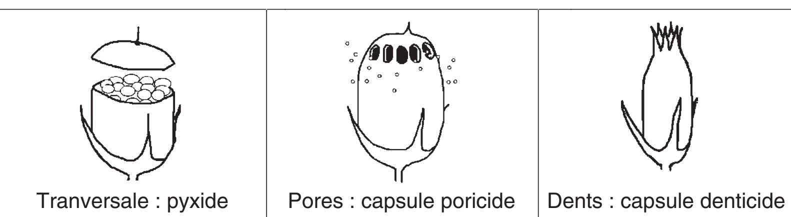


Fig. 9.14.
Fruits secs déhiscents, pluriséminés, provenant d'ovaires syncarpés.
Les termes loculicide et septicide s'appliquent, en toute rigueur, à des fruits provenant d'ovaires pluriloculaires à placentation axiale. Par extension, ces termes peuvent s'employer, chez des fruits uniloculaires, pour désigner les modes de déhiscences qui leur sont analogues. Le mode de déhiscence de la capsule loculicide (ici 3 + 3 délaminations successives *et inverses* des soudures ayant conduit à l'ovaire pluriloculaire) est plus primitif que celui de la capsule loculicide (3 délaminations seulement et au niveau d'une zone nouvelle, la nervure dorsale).

Fruits indéhiscents

Il s'agit de fruits ne s'ouvrant pas. Chez les fruits indéhiscents, la dispersion est réalisée non plus par les graines mais par les fruits eux-mêmes qui devien-

nent semences : l'évolution raccourcit le cycle de développement en shuntant notamment la réalisation complexe des mécanismes de déhiscence.

Akènes et drupes

L'absence de déhiscence conduit à ne garder, à l'intérieur du fruit *qu'une graine* (parfois 2, rarement plus) : en effet l'enveloppe du fruit – laquelle assure la protection de la graine dont le tégument s'amincit – ne sera détruite qu'une fois enfouie dans le sol sous l'influence des intempéries et des attaques bactériennes, ce qui ne saurait assurer la dispersion de plusieurs graines; celles-ci se trouveraient disposées côte à côte et se gêneraient mutuellement lors de la germination.

Primitivement, toute la paroi de l'ovaire se dessèche et se lignifie : c'est un fruit *sec, indéhiscent et uniséminé*, c'est-à-dire un *akène* (de *a* privatif et du grec *kainen*, ouvrir) dont la dispersion est très souvent favorisée par des crochets, qui se fixent à la toison des animaux, ou par des ailes membraneuses ou encore par des aigrettes qui permettent au vent de l'entraîner.

Dans un mode plus évolué, la dispersion est assurée grâce à la gourmandise des animaux : pour cela, seule la partie interne de l'ovaire se lignifie constituant le *noyau*, tandis que la partie externe devient molle et plus ou moins succulente : on a un fruit *charnu*, indéhiscent et uniséminé, c'est-à-dire une *drupe* (du latin *drupa*, olive mûre). Exemples : l'olive, la cerise.

Akène et drupe ne dérivent pas forcément d'un ovaire simple et uniovulé, mais aussi :

- d'un ovaire simple et contenant plusieurs ovules (ovaire pluriovulé) lorsque ces derniers avortent tous sauf un;
- d'un ovaire syncarpé lorsqu'il y a avortement de toutes les loges moins une (s'il est *pluriloculaire*) et de *tous les ovules sauf un* (que l'ovaire soit *pluriloculaire* ou *uniloculaire*).

Nous en donnerons des exemples concrets lors de l'étude des Fagales.

Cependant, dans certains cas, *chaque loge* se transforme individuellement en un akène : on aura ainsi un un *diakène* ou même un *polyakène*. À maturité chaque akène s'individualise par délamination (plus ou moins complexe) des septums.

Il en est de même des drupes qui, le plus, souvent monospermes, c'est-à-dire à un seul noyau, peuvent être polyspermes : chacun des « noyaux » s'individualise par pourriture de la pulpe sucrée.

Baies

Les baies, fruits plurispermes[51] et charnus, peuvent être considérées comme des fruits primitivement déhiscents mais que l'évolution *a rendu secondairement charnus* dans un but de dissémination par les animaux.

La succulence du fruit supprime bien sûr tout mécanisme d'ouverture réelle : les graines sont alors libérées par pourrissement des parties molles qui les entourent, ou se retrouvent, après passage dans le tube digestif des animaux, dans leurs excréments. Ce passage n'altère généralement pas les graines et l'on conçoit que

---

51. Par exception, quelques rares baies sont monospermes; ex. : la datte, l'avocat. Ce sont, en fait, des drupes à noyau régressé.

les oiseaux qui se nourrissent souvent dans des lieux éloignés de leur nid puissent disséminer très efficacement certaines graines, comme celles de la baie du Gui.

On distingue également des *fruits multiples*, des *faux-fruits*», des *infrutescences*. Nous indiquerons leur structure lorsque nous les rencontrerons (exemple, la fraise, la figue, l'ananas…).

Dissémination des fruits et des graines : les diaspores

On appelle *diaspore* (du grec *diaspora*, dispersion) ou semence, toute partie végétale disséminée, susceptible de redonner une plante. Chez les Angiospermes, les diaspores sont en général des graines ou des fruits-semences, parfois des parties végétatives.

Les agents de dissémination sont :

L'eau (hydrochorie) : c'est le vecteur le plus primitif, le seul à l'origine, ayant permis la dissémination des spores d'algues à travers les océans. L'eau peut transporter, par flottaison, des plantes entières (Jacinthe d'eau, Lentille d'eau), des boutures naturelles (Élodée), des fragments de rhizomes (Roseaux), des akènes (Carex), des drupes (noix de coco, en mer), des graines…

Le vent (anémochorie) est seul vecteur possible pour la conquête des premières terres émergées au Silurien, essentiellement par les spores des ptéridophytes. Les îles océaniques sont encore majoritairement peuplées au départ par des espèces anémochores ainsi que tous les espaces stériles et isolés, comme les laves, des terrils, etc. Les diaspores anémochores sont soit d'une petitesse telle que la loi de Stokes permet aux vents de les entraîner loin (graines des Pétunias par exemple) soit plus grandes offrant une prise au vent par des ailes, ce qui est le cas des semences ailées tournant en hélice (samares des Érables, des Frênes) ou planant comme une aile delta (graine de *Dioscorea* dans l'atmosphère calme de la forêt tropicale) ou encore munies de soies jouant le rôle de parachute (akènes des Pissenlits, graines d'Épilobes, de Peupliers…).

Les animaux (zoochorie) jouent un grand rôle au sein des végétations déjà bien établies et hébergeant une faune diversifiée. Le transport actif ou passif, se fait soit par ingestion (endozoochorie) suivie d'un rejet soit par adhésion (exozoochorie) aux poils, plumes ou pattes.

Les fourmis (myrmécochorie) transportent des semences en rapport avec leur taille, ce sont en général des petites graines munies d'appendices alimentaires pour elles (éléosomes, ex. Violettes). Le rôle des fourmis dans le transport des semences est plus important qu'on ne le soupçonne.

Chez les oiseaux (ornithochorie), nombreuses sont les espèces frugivores, disséminant, après digestion, les graines et noyaux des petites baies et drupes. La digestion, en attaquant les noyaux ou les téguments, facilite la germination ensuite. Les oiseaux limicoles, fréquentant les marais, apportent de nombreuses petites semences collées dans la boue de leurs pattes.

Les mammifères transportent involontairement des semences (souvent des akènes) munis de petits crochets s'agrippant au pelage (différentes *Borraginacées*, Bardane, Gaillet gratteron sont des exemples communs).

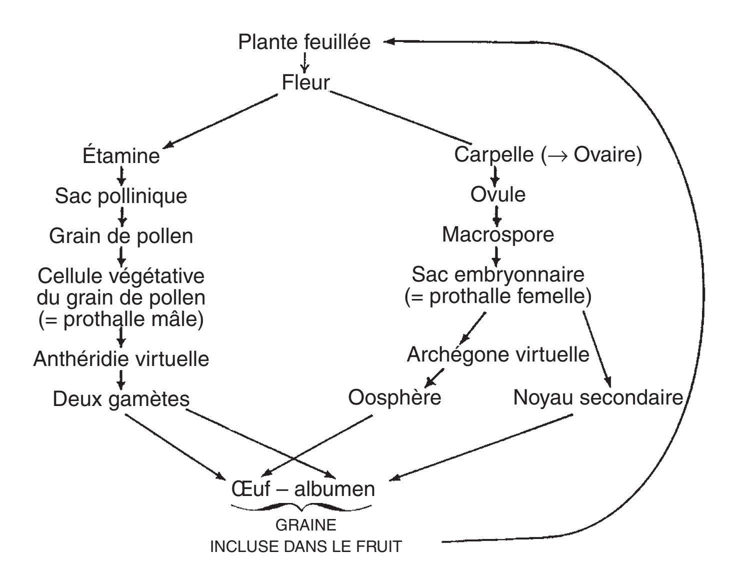
Les singes sont attirés surtout par les gros fruits charnus qu'ils transportent et consomment à peu près comme nous, en rejetant les pépins.

Les loirs, lérots et écureuils transportent surtout des gros fruits secs (noisettes, noix…) et en égarent en route.

L'homme enfin, par ses techniques et ses voyages, a disséminé de nombreuses espèces aux quatre coins du monde, volontairement (cultures, collections, plantes ornementales) ou involontairement (adventices) avec souvent de gros ravages dans les écosystèmes fragiles, notamment dans les îles isolées depuis longtemps.

Cycle de développement

Leur cycle de développement peut se résumer ainsi :



Sous forme de cycle simplifié le cycle des Angiospermes se différencie de celui figuré p. 54 pour les Gymnospermes par la présence d'un ovaire, la double fécondation et la formation de l'albumen.

Classification

Les Angiospermes ou plantes à ovaires ont surgi, il y a 130 millions d'années, au Crétacé inférieur, dans le Gondwana, super continent alors situé sous des latitudes tempérées australes; il réunissait l'Amérique du sud, l'Afrique, l'Inde, l'Arabie, l'Australie et l'Antarctique soudés en une même masse continentale. Leur stock ancestral possède, comme les Gymnospermes, un embryon dicotylé (p. 46) et un grain de pollen muni d'un seul pore (ou *aperture*, fig. 9.15). Les lignées les

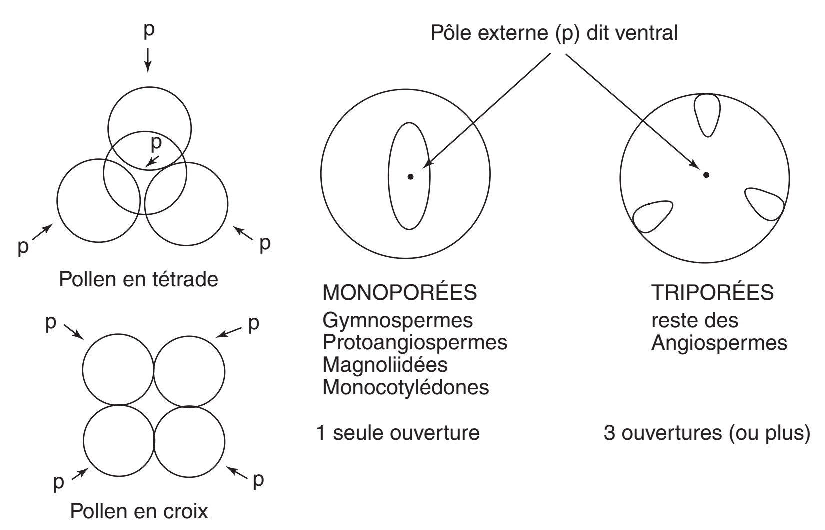


Fig 9.15.
Pollens mono- et triaperturé.
À gauche, grain de pollen en tétrade résultant du cloisonnement simultané des noyaux et pollen en croix résultant d'un cloisonnement successif, en deux temps (*cf.* aussi fig. 10.40); les grains de pollen sont alors situés dans un plan). La structure triaperturée (trois sorties possibles contre une) du pollen triporé facilite la sortie du tube pollinique.

plus primitives, situées à la base du clade des Angiospermes (fig. 9.18), gardent ces caractères : il s'agit des Angiospermes monoporées[52], ensemble réunissant les protoangiospermes, les Magnoliidées et les Monocotylédones, groupe ayant perdu secondairement un cotylédon.

Les Angiospermes évoluées gardent leurs deux cotylédons et acquièrent un pollen triaperturé : ce sont les Triporées ou Eudicots. On distingue ainsi *quatre ensembles d'Angiospermes* (à valeur de sous-classe) :

- les protoangiospermes, à caractères archaïques;
- les Magnoliidées, monoaperturées et dicotylées;
- les Monocotylédones, monoaperturées et monocotylées;
- les Triporées, triaperturées et dicotylées.

Monocotylédones, Magnoliidées et Triporées sont monophylétiques.

Discrètes dans l'hémisphère Nord pendant tout le Crétacé, les Angiospermes se sont rapidement répandues et diversifiées et imposées après le cataclysme marquant la fin du secondaire, il y a 66 millions d'années. Il semble que, très tôt,

52. Ou monocolpées; de même triporées a pour synonyme tricolpées. Les Anglo-saxons utilisent les termes de monocolpate et tricolpate.

des Angiospermes aient eu des génomes évolués, de structure voisine, comprenant 15000 à 20000 gènes. C'est sur ces génomes proches et facilement polyploïdisés (une particularité fréquente des végétaux) que les diverses conditions externes, la coévolution avec les insectes… ont conduit à une diversification rapide – une *véritable explosion* – se traduisant par la grande variété des appareils végétatifs et reproducteurs.

À l'inverse, les formes primitives, peu nombreuses, qui ont assuré la différenciation et la complexification des génomes ne seraient pas parvenues jusqu'à nous. Aussi l'origine de la fleur (fig. 10.5 : l'hypothèse bennetitienne) est encore très discutée. Elle reste comme l'a écrit Darwin « un horrible mystère ».

Laissant l'étude des grandes divisions des plantes terrestres, nous allons maintenant nous attacher à celle des Angiospermes, famille par famille. Cette étude sera donc faite à un autre niveau que celui où nous nous sommes jusqu'alors placés et nous ferons appel à des caractères d'importance *plus faible*. Nous utiliserons certains critères[53] :

1. Les *concrescences d'organes* indiquent généralement un degré d'évolution supérieure :

Ainsi les plantes à pétales soudés, ou *gamopétales* (du grec *gamos*, unir) ont été précédées par des plantes à pétales libres ou *dialypétales* (de *dialy*, je sépare) : les plantes à carpelles soudés (*syn*- ou *gamocarpés*) par des plantes à carpelles libres (*apo*- ou *dialycarpés*). De même le *réceptacle floral* (que l'on peut définir comme la région, où s'insèrent les différentes pièces florales : sépales, pétales, étamines, carpelles) tend à se creuser en une coupe, puis, dans un second temps, à se souder à l'ovaire qui devient infère (fig. 9.16).

2. Chez les plantes peu évoluées, l'albumen, destiné à nourrir la jeune plantule lors de la germination, entoure l'embryon. Chez les plantes « modernes », il disparaît complètement, digéré par les cotylédons hypertrophiés et gorgés de

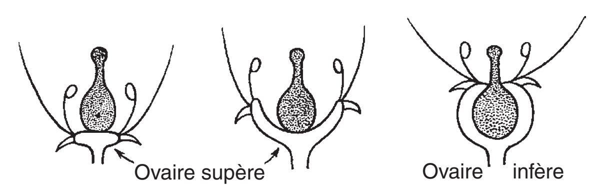


Fig. 9.16.
***Ovaire supère, ovaire infère* (de gauche à droite).**
Les étamines sont dites hypogynes (situées *au-dessous* du gynécée), périgynes (situées *sur le pourtour*), épigynes (situées *au-dessus*). Dans les descriptions, lorsque l'on parle d'ovaire, sans précision, ce dernier est supère. Le fruit, dans le cas d'un *ovaire infère*, résulte à la fois de la transformation des carpelles et de celle du réceptacle floral, qui, dans ce cas, leur est intimement soudé.

53. En cladistique, les caractères communs évolués, plus ou moins spécialisés, sont dits *apomorphes* (de *apo*, loin de), les caractères communs primitifs sont dits *plésiomorphes* (de *plêsios*, proche : les caractères sont proches de ceux de l'ancêtre donc archaïques).

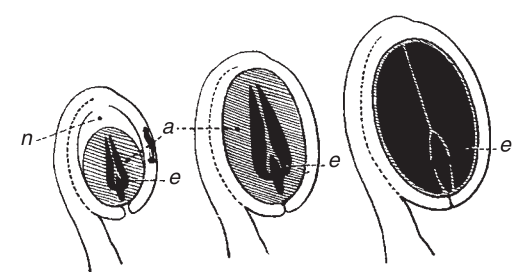


Fig. 9.17.
Développement d'une graine à albumen transitoire (graine exalbuminée).
L'embryon, *e*, est figuré en noir ; l'albumen, *a*, est représenté en hachuré ; le nucelle, *n* et les téguments de l'ovule sont laissés en blanc : remarquer la fermeture progressive du micropyle à mesure que l'ovule se transforme en graine.

substances de réserve (fig. 9.17), ce qui permet leur utilisation plus rapide à la germination.

3. L'on observe également :

- que les espèces arborescentes ou tropicales sont plus archaïques que les espèces herbacées et de climat tempéré (*cf.* plus haut) ;
- que les fleurs zygomorphes dérivent de fleurs régulières ;
- que les fleurs à pièces florales nombreuses tendent à réduire le nombre de pièces ;
- que les plantes vivaces ont précédé les plantes annuelles ;
- que les feuilles isolées (encore appelées alternes) sont plus primitives que les feuilles opposées…

Construit sur des caractères génétiques, le cladogramme des Angiospermes tente de retracer la phylogénie des différents ordres (fig. 9.18). Il nous servira de fil conducteur dans la présentation des différents ordres et familles. C'est aux botanistes de relayer le travail des biologistes moléculaires pour mettre en évidence les caractères faciles à observer, correspondant aux rameaux de cet arbre.

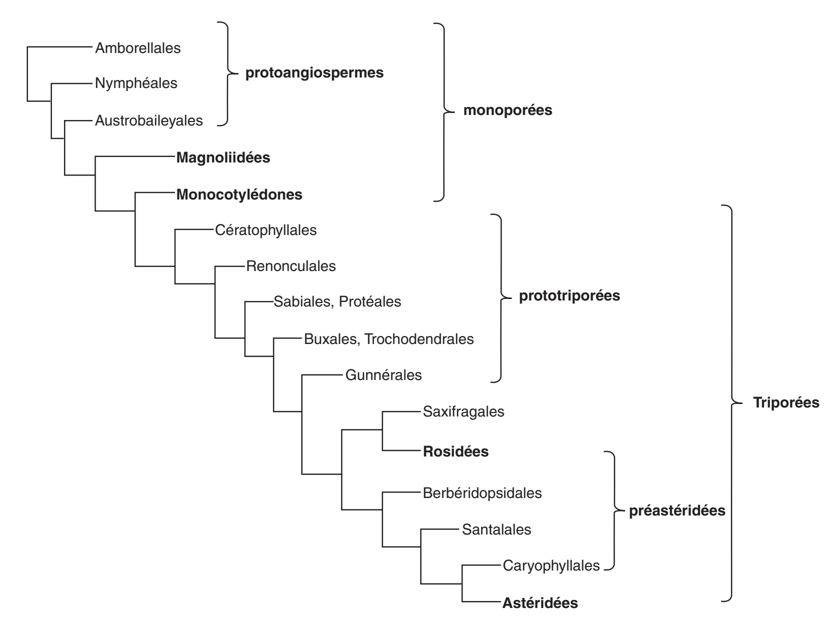


Fig 9.18.

Classification simplifiée des Angiospermes (d'après APG3, 2009).

Les grandes subdivisions sont en gras ; les clades commencent par une majuscule et les ensembles paraphylétiques par une minuscule. Les Sabiales et les Berbéridopsidales, ordres mineurs, ne rentrent pas dans le cadre de cet abrégé. Les Dilléniales, dont la position est encore discutée,devraient se situer entre les Rosidées et les Berbéridopsidales.

10 Grade des monoporées

Cet ensemble est que nous appellerons ici[54] « *monoporées* » est un grade qui forme la base des Angiospermes (fig. 9.18) ; le caractère le plus marquant des monoporées est justement un pollen monoaperturé, caractère primitif partagé aussi par les Gymnospermes qui les ont précédé au cours de l'évolution. Un autre caractère issu des Gymnospermes est l'hégémonie des espèces *vivaces* (les annuelles sont rares et apparaissent tardivement chez les monoporées). Parmi ces vivaces, nombreux sont les *ligneux*, du moins dans les premiers groupes de Monoporées. Quelques autres caractères primitifs comme la présence de bois homoxylé à ponctuations aréolées ou de trachéides scalariformes s'observent encore dans les groupes primitifs ligneux, avant de disparaître.

Grade des protoangiospermes

Les protoangiospermes, les plus archaïques des Angiospermes (fig. 9.18), ne comportent que 194 espèces de plantes aquatiques ou d'arbustes à bois primitif.

Les pièces du périanthe, appelés *tépales*[55] ne sont pas encore différenciées en sépales et pétales. La fonction A qui, dans le modèle ABC (voir fig. 9.4), assure la différenciation des sépales n'est pas exprimée. Ces pièces sont spiralées et l'on passe progressivement des tépales aux étamines (fig. 10.2).

Le pollen est monoaperturé.

Le gynécée est formé de carpelles libres et, primitifs, ils sont en forme d'ascidie, c'est-à-dire de cornet dont la fermeture à la partie supérieure est assurée par une sécrétion et non par un vrai tissu épidermique.

Les protoangiospermes forment un ensemble paraphylétique dont les 3 groupes sont successivement frères du reste des Angiospermes.

Les *Amborellacées* sont le taxon-frère de tout le reste du groupe c'est-à-dire, ici des 266 800 autres espèces d'Angiospermes. La famille, la seule de l'ordre des **Amborellales**, n'est plus représentée que par un seul genre, *Amborella* (fig. 10.1) et une seule espèce, survivant sous la forme d'un arbuste en Nouvelle-Calédonie.

54. Nous préférons ici le terme de monoporées plus parlant que le terme monoaperturé (aperture = ouverture est plus général car ce terme inclut les pores vrais et les pores allongés en forme de sillon).
55. Terme venant de la contraction de *pétale* et *sépale*.

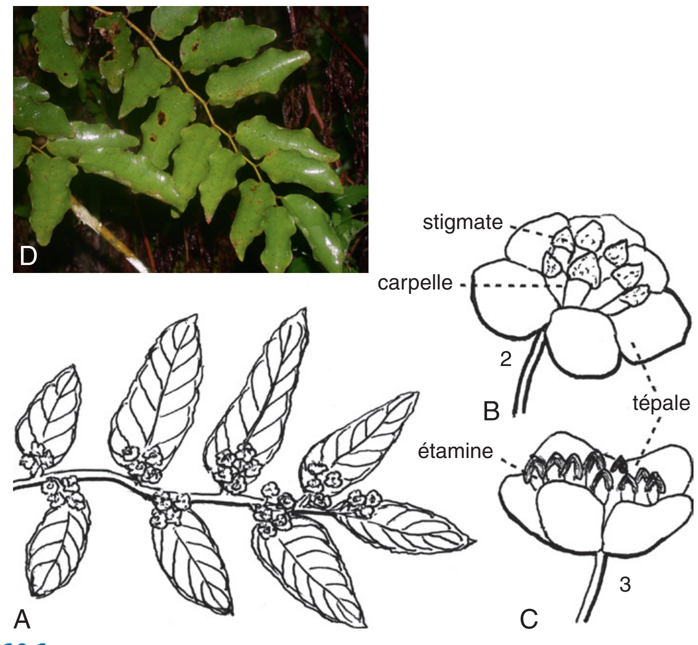


Fig. 10.1.
Amborella.
A : rameau florifère. B : détail d'une fleur femelle. C : fleur mâle. D : rameau feuillé.

Les *Nymphéacées* (**Nymphéales**) (fig. 10.2), sont des plantes aquatiques cosmopolites (5 genres et 95 espèces). Les Nénuphars (genres *Nuphar* et *Nymphaea*), et les Victorias font la beauté des pièces d'eau. Les tépales, colorés et les étamines sont insérées en hélice; les carpelles, cyclisés, se soudent en un ovaire pluriloculaire plus ou moins enfoncé dans la coupe florale (ovaire supère des Nuphars, semi-infère des Nymphéas et infère des Victoria). La pollinisation, de type primitif, est réalisée par des coléoptères broyeurs qui, tout en saccageant les fleurs, assurent la dispersion du pollen.

Les **Austrobaileyales** comprennent trois familles ligneuses dont la principale est celle des *Schisandracées* (73 espèces dont le Badianier de Chine encore appelé Anis étoilé ou Badanier vrai, arbuste aux fruits riches en essence d'anis) (fig. 10.3).

Magnoliidées

Les Magnoliidées sont un groupe monophylétique (fig. 10.4).

Les **Chloranthales**, réduites aux *Chloranthacées* (75 espèces tropicales herbacées ou ligneuses) sont le groupe-frère des Magnoliidées. Elles s'en distinguent par leurs feuilles *opposées* et leurs fleurs très réduites. Dans l'acception de l'APG3, elles ne font pas partie des Magnoliidées mais l'examen du cladogramme des Angiospermes montre un clade Magnoliidées + Chloranthales bien défini.

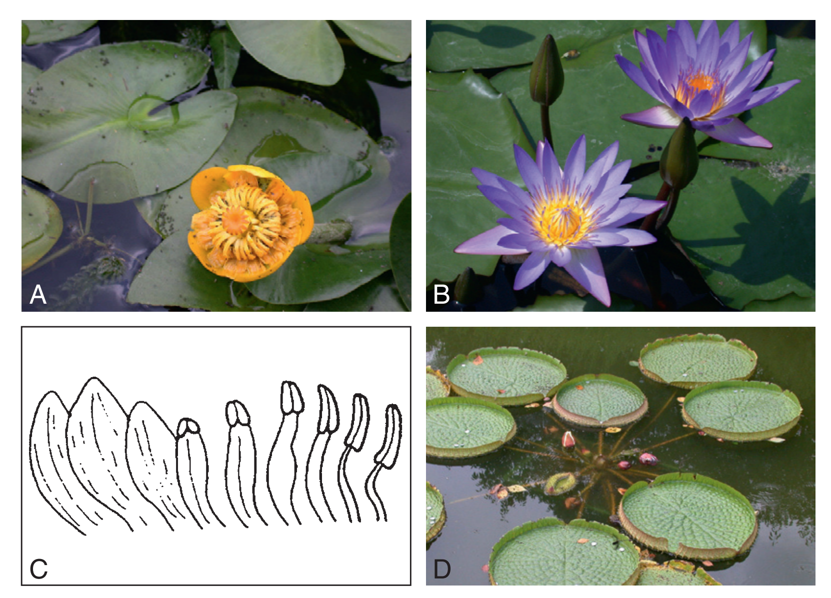


Fig. 10.2.
Nymphéacées.
A : Nuphar. B : Nymphéa : plante fleurie. C : Nymphéa : passage des pièces périanthaires aux étamines. D : Victoria.

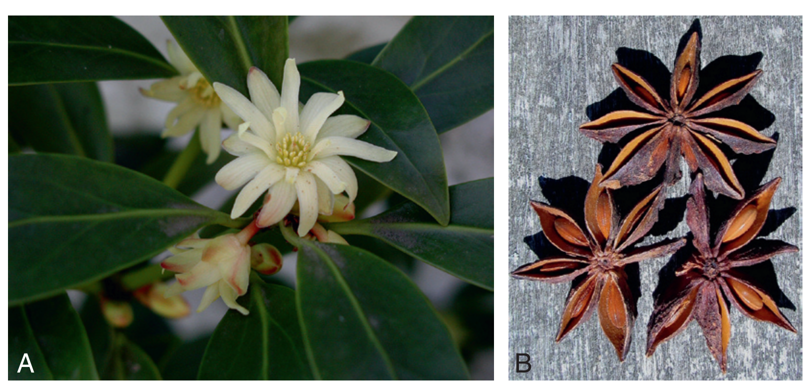


Fig. 10.3.
Badianier.
À gauche, rameau florifère de Badianier du Japon ; à droite, « fruit » de Badianier vrai composé de follicules groupés en étoile d'où le nom d'Anis étoilé.

Les Magnoliidées rassemblent environ 9 000 espèces surtout ligneuses[56] et essentiellement des régions chaudes. Les espèces sont réparties en quatre ordres : **Magnoliales, Laurales**, **Canellales** et **Pipérales**… Mis à part l'ordre

56. À part certaines plantes herbacées chez les Pipéracées (*Peperomia*).

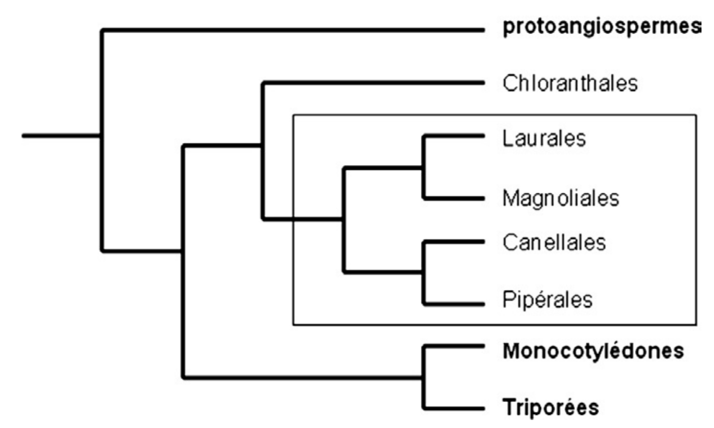


Fig. 10.4.
Cladogramme des Magnoliidées (encadré) au sein des Angiospermes.

des Canellales (80 espèces), les trois ordres principaux sont d'importance équivalente (environ 3 000 espèces chacun).

De nombreux caractères attestent de l'ancienneté du groupe au niveau de l'anatomie (présence de trachéides) ou de la structure florale (certaines espèces, comme les *Degeneria* (*Dégéneriacées*, 2 espèces relictuelles) possèdent des carpelles qui, à leur extrémité supérieure, sont fermés par des sécrétions mucilagineuses et non par un épiderme comme chez les Angiospermes plus évoluées).

Les feuilles sont généralement simples et sans stipules.

Un appareil sécréteur de dérivés aromatiques et terpéniques, toxiques pour les herbivores est fréquent dans cet ensemble riche en aromates ou en espèces odorantes.

Les fleurs à tépales (T), parfois de grande taille (Magnolias) ont les pièces florales disposées *en hélice* sur un réceptacle allongé (fig. 10.5), ce qui rappelle le cône mâle des Conifères :

$$\infty T, \infty E, \infty C$$

Chez les Magnoliales, la disposition hélicoïdale des pièces florales fait que *leur nombre n'est pas fixe* (l'hélice n'est pas une structure finie comme un cercle), que des termes de *passage* s'observent entre les pièces florales et que les carpelles sont *indépendants*.

Toutefois chez les espèces évoluées, l'hélice *se rompt* en verticilles, ce qui *stabilise* le nombre des pièces situées sur chaque verticille et entraîne au niveau des carpelles, leur soudure en un ovaire syncarpé; parallèlement, le réceptacle floral s'aplatit.

La *cyclisation* de la fleur se fait alors sur un mode trimère et avec un grand nombre de verticilles. Par exemple, 7 chez le Cannelier : 3T, 3T, (3+3+3+3+3)E, 1C.

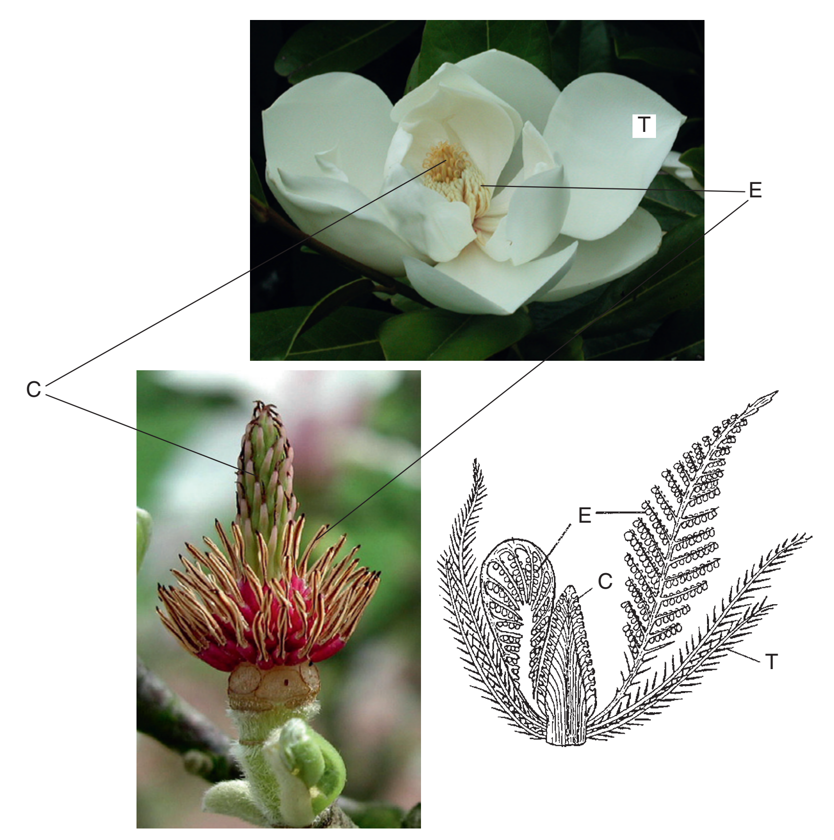


Fig. 10.5.
Fleur de Magnolia (photo du haut, périanthe complet ; photo du bas, sans périanthe) et de *Cycadeoidea dacotensis* (schéma en coupe longitudinale), protogymnosperme fossile (Bennettitales), dont les organes sexuels sont disposés en une « fleur primitive » préfigurant celle des Magnoliales.
C : carpelles ; *E* : étamines ; *T* : tépales. La fleur de *C. dacotensis* est de grande taille (12 cm) : les sépales ont gardé la forme des feuilles pennées caractéristiques des *Cycas* ; les étamines sont portées par une douzaine de feuilles à allure de fronde comme chez les Fougères ; les ovules sont enchâssés dans des écailles ovulifères disposées en forme de cône et communiquent avec l'extérieur par un simple pore.

Le cloisonnement du pollen est généralement de type *successif* (*cf.* fig. 10.40, à gauche) et les grains de pollen sont *monoaperturés*.

Citons :

- chez les **Magnoliales** :
  - le Muscadier, fig. 10.6 (*Myristicacées*, 520 espèces), originaire des Moluques et dont la graine condimentaire appelée noix de muscade est pourvue d'une arille orangé vif,





Fig. 10.6.
Magnoliales.
A : Muscadier : rameau feuillé et fruit ouvert montrant la graine brune entourée d'une arille laciniée rouge (macis). B : Ylang-Ylang : feuillage et fleurs trimères à (3+3)T.

- les Magnolias (*Magnoliacées*, 221 espèces) sont des arbres d'Amérique ou d'Asie qui présentent de nombreux caractères primitifs : les fibres du bois présentent des ponctuations aréolées; celles des vaisseaux sont de type scalariforme. Les fleurs (fig. 10.5), de grande taille, comportent un réceptacle fortement convexe sur lequel s'insèrent en hélice les nombreuses pièces florales : tépales pétaloïdes, étamines lamellaires (c'est-à dire mal différenciées en filet et anthères), carpelles. Les fruits sont des follicules,
- les *Annonacées* (2100 espèces) sont la famille la plus importante de l'ordre et renferment plusieurs fruits tropicaux comme les Annones et Corossols (genre *Annona*) et un arbre à parfum, l'Ylang-Ylang (*Cananga*), fig 10.6. Les Anonnacées sont reconnaissables notamment par leurs grandes fleurs trimères à (3+3) tépales;

■ chez les **Laurales** :

- le Boldo, fig. 10.7 (*Monimiacées*, 200 espèces) originaire du Chili, à propriétés cholagogues,
- les *Lauracées* (2550 espèces surtout tropicales) avec les Camphrier et Cannelier originaires de l'Asie, l'Avocatier de l'Amérique (son fruit, l'avocat, est riche en vitamine A et B); seul le Laurier-sauce ou Laurier noble est d'origine méditerranéenne (fig. 10.7);

■ chez les **Canellales** : les *Canellacées*, (13 espèces), ligneux tropicaux à propriétés aromatiques (ne pas confondre avec les Canneliers *cf.* ci-dessus);

■ les **Pipérales** sont des plantes herbacées, des arbustes ou des lianes des régions chaudes.
Citons deux familles importantes :

- les *Aristolochiacées* qui comprennent des arbustes, herbes ou lianes des régions chaudes (465 espèces). Certaines, comme l'Aristoloche clématite, se sont adaptées à nos régions tempérées. Le périanthe est en forme de trompe relevée,
- les *Pipéracées* qui sont des arbustes ou des herbes tropicales (2750 espèces) riches en essence (Poivrier, fig. 10.7). L'évolution du groupe se caractérise par le regroupement des fleurs trimères en épis condensés, ce qui amène, secondairement, la disparition des tépales.

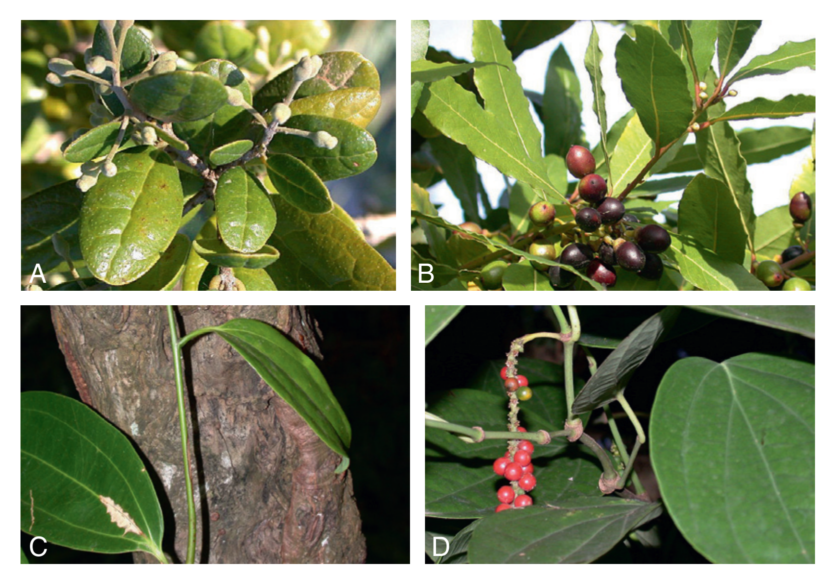


Fig. 10.7.
Laurales et Pipérales.
A : Boldo, rameau feuillé et en boutons. B : rameau de Laurier noble portant des baies et des boutons floraux. C : Cannelier montrant l'écorce abîmée par les prélèvements de cannelle et les feuilles à 3 nervures. D : Poivrier : les baies sont d'abord vertes puis rouge virent au noir en séchant.

Monocotylédones

Généralités

Comme les Magnoliidées, les Monocotylédones présentent des caractères *archaïques* (grain de pollen monoaperturé, fleur trimère à tépales, graine albuminée…). Leur singularité réside en *une simplification de leur appareil végétatif* :

- présence d'un seul cotylédon, d'où le nom donné au clade ;
- feuilles réduites au pétiole et tiges non ramifiées ;
- absence de méristèmes secondaires.

Les Monocotylédones sont représentées par des plantes herbacées, vivaces pour la plupart.

Les raisons de cette évolution simplificatrice sont à rechercher dans l'influence d'un habitat aquatique sur les premières Monocotylédones. Par exemple, dans l'eau en raison de la poussée d'Archimède, les structures rigides, comme le bois, ne sont plus nécessaires ; les herbes, aquatiques, puis devenues terrestres, sont sélectionnées.

Les Monocotylédones, avec 62 500 espèces et 80 familles réparties en 12 ordres, sont une *indiscutable réussite* de l'évolution : nous y trouvons les familles peut-être les plus spécialisées et les plus cosmopolites du monde des Angiospermes : ainsi les *Orchidacées* et les *Poacées*

Nous étudierons successivement : l'embryon, l'appareil végétatif, l'appareil reproducteur, la classification.

Embryon

L'unique cotylédon résulte du non-développement d'un des deux cotylédons. La croissance de cet unique cotylédon rejette sur le coté le point végétatif de la tige lequel acquiert une *position latérale* caractéristique.

Les Monocotylédones, herbacées et non ramifiées (voir plus bas), se développent en effet par le jeu de *bourgeons latéraux*, comme nous le verrons à propos des rhizomes et des bulbes de différentes familles (fig. 10.16, fig. 10.17, fig. 10.27 et fig. 10.30). La structure de l'embryon anticipe ainsi celle de la plante adulte.

Appareil végétatif

Racines

Très généralement, la racine principale avorte dès la plantule; elle est remplacée par de nombreuses racines *adventives* qui naissent à la base de la tige (fig. 10.8.A). Cela se voit chez le Poireau, par exemple. Ce sont ces racines adventives qui sont à l'origine du phénomène du tallage des céréales.

Tige

Les tiges feuillées sont de type herbacé : l'évolution simplificatrice a fait disparaître les méristèmes secondaires à l'origine du *bois* et du *liège*, lesquels assurent l'épaississement progressif des racines et des tiges chez les Angiospermes ligneuses et les Gymnospermes; chez ces derniers les structures primaires y sont temporaires, vites remplacées par les tissus des méristèmes secondaires, lesquels assurent la rigidité des tiges et permettent la forme arbre avec « tronc » et « branches ».

Il n'en va pas de même chez les Monocotylédones où la structure primaire persiste; par un mécanisme de compensation, les faisceaux ou « cordons » conducteurs de sève *deviennent nombreux*, répartis sur *plusieurs cercles concentriques* : ce sont eux qui assurent la *rigidité* des tiges.

Le caractère herbacé des Monocotylédones se retrouve même chez les espèces tropicales dont le port semble arborescent : Palmiers, Bambous. Chez ces espèces, la tige n'est nullement constituée comme le tronc des arbres véritables : c'est une véritable tige herbacée rendue rigide et épaisse par le nombre très élevé des faisceaux et par l'importante sclérification du parenchyme. De plus, si la tige peut dans ces cas atteindre un volume assez important, c'est que le méristème apical accroît progressivement sa circonférence jusqu'à ce qu'il ait atteint un diamètre définitif pour une espèce déterminée. Il en résulte que la tige a, sur une faible longueur, la forme d'un cône renversé dans sa partie la plus jeune, généralement enterrée et pourvue de nombreuses racines adventives, puis elle prend et conserve définitivement la forme d'un cylindre (fig. 10.8).

Pourtant, chez quelques espèces tropicales (Dragonniers, fig. 10.8, Yuccas), le tronc s'accroît *en diamètre*, mais c'est par un mécanisme tout à fait différent de celui qui s'observe chez les arbres véritables : les cellules les plus externes *du cylindre central* se dédifférencient en un tissu dans lequel de nouveaux faisceaux conducteurs de sèves apparaissent.

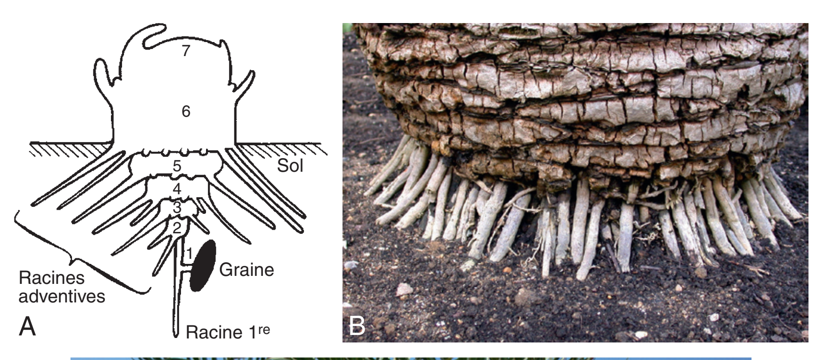




Fig. 10.8.
Élargissement du méristème apical chez les Monocotylédones.
A : les premiers entre-nœuds (6 sur ce schéma) de la tige sont enfouis dans le sol, très rapprochés les uns des autres et portent de nombreuses racines adventives ; à chaque entre-nœud, la tige s'élargit jusqu'à ce que son diamètre maximum soit atteint. B : chez les Palmiers, le méristème apical garde en plus certaines possibilités d'élargissement, notamment au niveau du départ des feuilles. C : Dragonnier.

Les tiges feuillées *ne se ramifient pas,* sauf exception (Dragonnier). C'est encore une conséquence de *l'absence de méristèmes secondaires* : une ramification aérienne, pour être rigide, *impose l'épaississement des axes les plus anciens.*

L'absence de liège, donc d'une écorce protectrice (p. 25), cantonne de nombreuses Monocotylédones, notamment celles de grande taille (Palmiers, Bananiers, Aloès…), aux régions chaudes. Pour s'adapter aux zones froides, celles-ci ont différencié des organes souterrains qui leur permettent de passer la mauvaise saison, les *bulbes* et les *rhizomes* ; leur appareil végétatif aérien, de dimension réduite, ne se développe qu'à la belle saison et meurt chaque année.

Rhizome

Tige souterraine horizontale modifiée, le rhizome porte des feuilles réduites à l'état d'écailles (fig. 10.27). Chaque année, cette tige s'allonge tandis que, au fur et à mesure, ses parties les plus âgées meurent et se désorganisent.

Dans le cas le plus simple, le rhizome (dit *monopodique*) s'accroît indéfiniment par son bourgeon terminal; la *pousse florifère* (portant feuilles et fleurs) se forme à partir d'un bourgeon latéral (dit *axillaire*). Ce n'est pas le cas le plus fréquent.

Le plus souvent le bourgeon terminal, à l'époque de la floraison, se redresse verticalement, sort de terre et donne la pousse florifère. C'est alors un bourgeon latéral (*axillaire*) qui produira le prochain axe aérien (rhizome dit *sympodique*). Ce dispositif est meilleur car il évite l'accumulation de mutations au niveau du même bourgeon fonctionnant de façon théoriquement indéfinie.

Bulbe

C'est, à sa base, une tige feuillée modifiée, mais, contrairement au rhizome, *extrêmement courte et d'orientation verticale*, elle est appelée *plateau du bulbe* en raison de sa forme (fig. 10.16). Les feuilles, dépourvues de chlorophylle, dilatées et généralement réduites à la gaine, sont *emboîtées les unes dans les autres*. Les plus externes, donc les plus âgées, mortes, amincies et desséchées, ont un rôle protecteur. Les autres sont, au contraire, épaisses, charnues, gorgées de réserves. On les appelle des *écailles* (Lis, fig. 10.16) si leur insertion sur le plateau du bulbe n'est qu'un croissant; des *tuniques* (Tulipe, fig. 10.15 et Jacinthe, fig. 10.28), si c'est un anneau, les bords latéraux étant réunis l'un à l'autre comme chez l'Ail ou le Poireau.

Feuilles

Les feuilles sont simples et sans stipules, comme chez les Magnoliidées. Elles ont perdu secondairement (voir plus haut, l'évolution simplificatrice) leur limbe et sont réduites au pétiole élargi en gaine à la base et en faux-limbe au sommet : il en résulte une nervation parallèle (fig. 10.9). Cette interprétation est prouvée par la physiologie; le limbe et le pétiole d'une feuille ont besoin pour croître de substances de croissance différentes, cytokinine pour le limbe, auxine pour le pétiole. Les feuilles de Monocotylédones ne réagissent qu'à l'auxine.

Appareil reproducteur

Les fleurs, à tépales (T), parfois isolées (ex. : Tulipe), sont le plus souvent groupées en inflorescence, dont le type est très varié (grappe, cyme…). L'inflorescence, moins lourde que des rameaux feuillés, peut en effet *se ramifier*.

Les pièces florales sont encore disposées en hélice chez quelques fleurs, mais très vite il y a rupture de l'hélice en *cycles trimères* et la fleur se stabilise à 5 cycles :

$$3T, 3T, 3E, 3E, 3C$$

ou

$$(3+3)T, (3+3)E, 3C$$

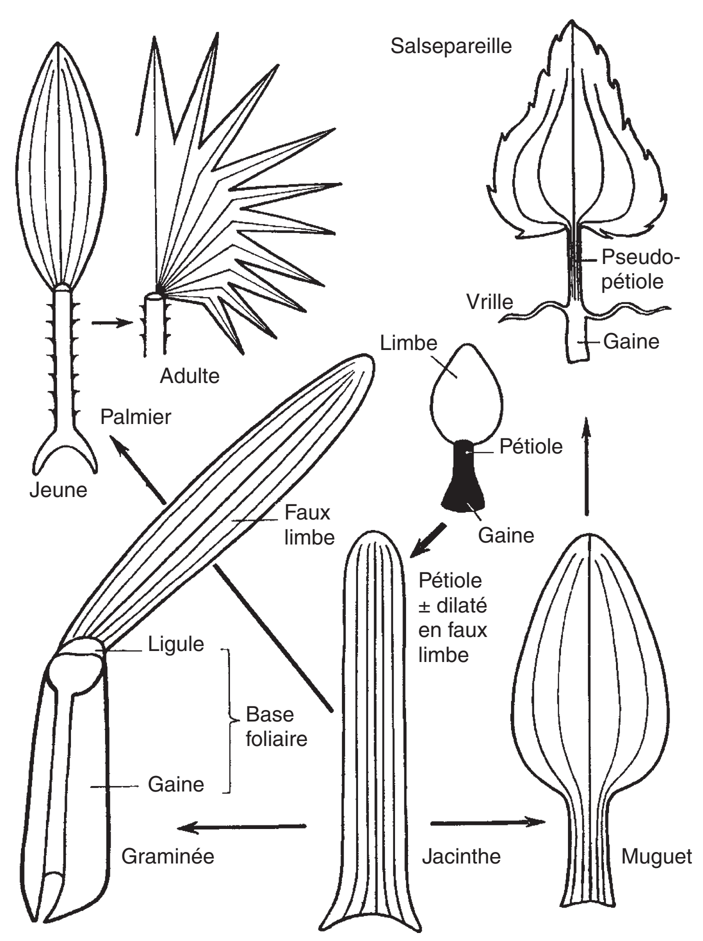


Fig. 10.9.
La feuille chez les Monocotylédones.

Les tépales à allure de pétales (dits *pétaloïdes*) sont souvent vivement colorés ; ils peuvent se souder entre eux et former un périanthe gamophylle ; ici et là (*Alismatacées*, *Commélinacées*…), les tépales externes ont l'aspect de sépales.

Les fleurs de Tulipe (fig. 10.15), de Lis, de Muguet… en sont de bons exemples.

La graine est typiquement albuminée.

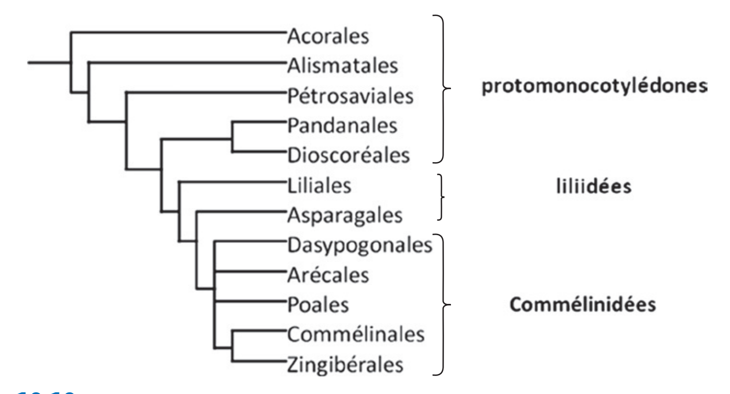


Fig. 10.10.
Cladogramme des Monocotylédones (d'après l'APG3, modifié).
Les deux premiers ensembles sont paraphylétiques (grades) ; seules les Commélinidées forment un clade (les Dasypogonales ne sont pas traitées dans le cadre de cet abrégé).

Classification

Nous distinguerons (fig. 10.10) :

- les Monocotylédones à caractères archaïques nommées ici protomonocotylédones, ex. : la Sagittaire, la Posidonie…
- les Monocotylédones classiques, plus évoluées (liliidées et Commélinidées), ex : le Blé, les *Orchidacées*, les Palmiers, les Lis…

Protomonocotylédones

Ce nom s'applique au grade de Monocotylédones le plus primitif. Certaines espèces possèdent encore des trachéides à ponctuations scalariformes et des pièces florales disposées en hélice avec carpelles indépendants[57]…

À part quelques genres comme la Sagittaire, aux fleurs à trois tépales très voyants (*cf.* fig 10.11.B), ce grade est constitué d'espèces à fleurs généralement petites et peu colorées et liées à un habitat souvent humide voire aquatique.

ACORALES

Les Acorales représentent le groupe-frère de toutes les Monocotylédones. L'Acore (*Acoracées*, 2 espèces) est une herbe des marais, d'origine asiatique ; l'inflorescence est un *spadice* comme chez *Aracées* (fig. 10.7).

ALISMATALES

Les Alismatales comprennent 3 700 espèces réparties en 14 familles. Cet ensemble comprend une importante famille surtout terrestre, les *Aracées* et de nombreuses familles liées à l'eau comme les *Potamogétonacées* (Potamots, du grec *Potamos*, fleuve).

57. Le fruit est alors un akène ou un follicule.

La Posidonie (*Posidoniacées*, fig. 10.11) colonise une niche écologique très précise, les bords côtiers, peu profonds de la Méditerranée où elle forme de véritables «herbiers» marins abritant une faune marine très riche. La Posidonie est menacée actuellement par les mouillages trop nombreux des bateaux de plaisance et par la concurrence d'une algue verte invasive, la Caulerpe .

L'Élodée du Canada (*cf.* p. 275) et la Vallisnérie, plantes utilisées en aquarium, se rangent dans la famille des *Hydrocharitacées* (120 espèces).

La Sagittaire (*Alismatacées*, 100 espèces) est remarquable par son *trimorphisme foliaire* : les feuilles immergées sont rubannées; les feuilles flottantes ont un limbe ovale et les feuilles aériennes un limbe hasté (en forme de flèche, fig. 10.11).

Les *Aracées* (3 250 espèces) sont des plantes herbacées généralement tropicales, parfois grimpantes ou épiphytes (du grec *epi*, sur), à bractée foliacée appelée *spathe* (du grec *spathë*, large feuille) protégeant l'inflorescence en épi, le *spadice* (fig. 10.12).





Fig. 10.11.
Alismatales.
A : Posidonie échouée sur une plage. B : Sagittaire : feuilles en fer de flèche (sagittée) et fleurs à 3 petits tépales verts et 3 grands tépales blancs.

Certaines *Aracées* se sont adaptées aux régions tempérées grâce à des rhizomes, comme les Arums (fig. 10.12). Beaucoup d'Aracées sont toxiques; certaines sont alimentaires : le Taro est même la plante la plus anciennement cultivée (depuis près de 10 000 ans) chez les Papous.

Les Monsteras, Philodendrons sont cultivés en appartement comme plantes décoratives (fig. 10.13).

En pharmacie, on propose de la poudre de rhizome d'*Amorphophallus* (fig. 10.13) *konjac* comme coupe-faim mécanique : en effet, additionnée d'eau, cette poudre gonfle de plus de cent fois son volume en une sorte de gel. Une autre espèce de ce genre asiatique (*A. titanum*) est la fierté des jardins botaniques qui parviennent à faire fleurir sa spectaculaire inflorescence, la plus haute chez une plante herbacée.

Les Lentilles d'eau (fig. 10.13) sont réduites à une lame verte portant quelques racines (aucune chez les *Wolffia*). L'inflorescence ne comprend que trois fleurs (deux mâles réduites à une étamine, une femelle réduite à un carpelle) entourées d'une *spathe*. Ce sont les plus petites plantes à fleurs : elles dérivent par néoténie (fig. 8.13) des *Pistia*, Aracées flottantes plus connues sous le nom de Laitues d'eau.

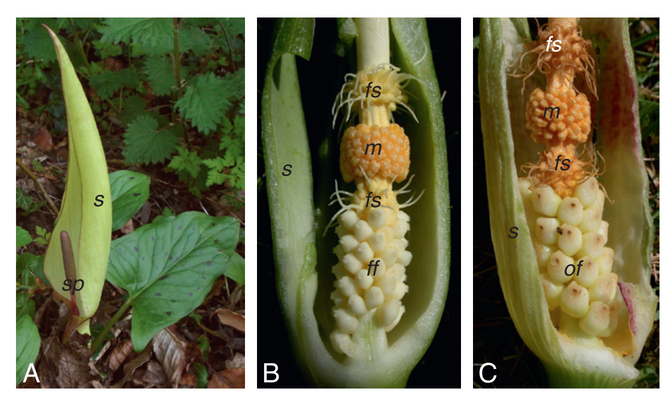


Fig. 10.12.
Arum.
A : plante fleurie avec spathe verte, *s* et spadice *sp*. B : la spathe partiellement ôtée laisse voir le spadice portant les fleurs femelles, *ff* et des fleurs mâles, *m*, entre des fleurs femelles stériles à long style, *fs*. C : les ovaires fécondés, *of*, avant que le pollen des fleurs mâles soit libéré (protogynie) : l'autofécondation est rendue impossible ; elle est assurée par des moucherons attirés par la couleur livide, l'odeur putride et la chaleur émise par la base de la spathe (jusqu'à 37 °C !). Spadices et spathes sont apparus plusieurs fois au cours de l'évolution : ce n'est pas un caractère hérité d'ancêtres communs (*cf. Arécacées*).



Fig. 10.13.
Aracées.
A et B : Monstera : infrutescence, feuille, inflorescence. C : inflorescence d'*Amorphophallus rivieri*. D : diverses lentilles d'eau des genres *Lemna* et *Wolffia.*

DIOSCORÉALES

Les *Dioscoréacées*, avec 630 espèces essentiellement tropicales, sont des lianes herbacées à feuilles en fer de flèche et à ovaire infère.

L'Herbe à la femme battue ou Tamier (fig. 10.14) est assez commune dans les haies et bois d'Europe. L'Igname est cultivé en Extrême-Orient pour ses tubercules de 3 à 5 kilos, comestibles après cuisson. Certaines espèces possèdent des saponines utilisées dans l'hémisynthèse des corticoïdes.

PANDANALES

Les Pandanales comprennent les *Pandanacées* (825 espèces tropicales) et les *Cyclanthacées* (255 espèces tropicales).

Les Vaquiers (*Pandanus*, fig. 10.14) sont des ligneux ramifiés à aspect de Yucca. Les feuilles servent notamment à la confection de toitures en Polynésie. Les fleurs, unisexuées (réduites aux étamines ou aux carpelles), sont groupées en épis et protégées par une spathe. Les *Carludovicia* (*Cyclanthacées*) sont des herbes géantes dont les feuilles servent à la fabrication des fameux « panamas ».





Fig. 10.14.
Dioscoréales et Pandanales.
A : Tamier (Dioscoréacées) : feuilles sagittées et fleurs. B : Vaquier (*Pandanus,* Pandanacées) : feuilles et infrutescence.

Grade des liliidées

Les liliidées sont un grade composé de deux ordres : les Liliales et les Asparagales ; elles forment le groupe *central* des Monocotylédones avec environ 31 000 espèces et 24 familles dont les *Liliacées*, les *Asparagacées* et les *Orchidacées* ; ces dernières comprennent à elles seules 22 500 espèces.

LILIALES

Les Liliales réunissent des famillles de Monocotylédones des plus typiques comme les Liliacées (*cf.* ci-dessous), présentées souvent pour décrire les Monocotylédones. Elles réunissent des plantes herbacées vivaces portant souvent de grandes fleurs sur des inflorescences simples, à fleurs régulières et à ovaire supère donnant une capsule.

Liliacées

Les Liliacées[58] regroupent les Tulipes (fig. 10.15), les Lis (fig. 10.16) et les Fritillaires; la famille comprend 600 espèces essentiellement réparties dans l'hémisphère Nord.

Les Liliacées sont des plantes herbacées vivaces par un *bulbe* (fig. 10.16).

Les **tiges**, annuelles, portent des feuilles engainantes et parallélinerves.

Les **bulbes** (fig. 10.16) sont formés, tout comme les rhizomes (fig. 10.27) de plusieurs pousses annuelles successives mais très courtes et emboîtées les unes dans les autres : chacune d'elles est représentée par une partie du plateau et les écailles qu'elle porte. Bien que la croissance au cours des années se fasse en hauteur, les bulbes ne sortent pas progressivement du sol. En effet, d'une part, les parties les plus anciennes du bulbe *se désorganisent* (chez le Lis, les pousses bulbeuses correspondent à 2 ou 3 ans; chez la Tulipe (fig. 10.15), il y a destruction rapide des pousses précédentes et le bulbe est limité à une seule pousse

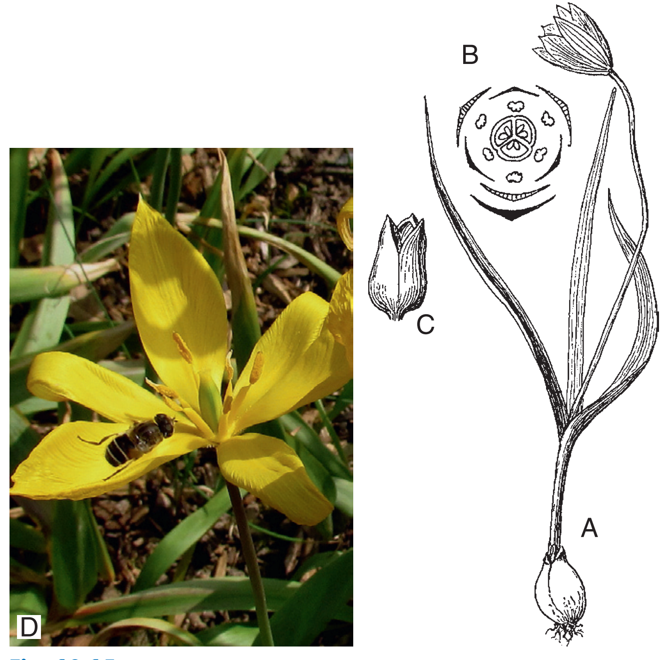


Fig. 10.15.
Tulipe sauvage.
A : port de la plante. B : diagramme floral. C : capsule loculicide. D : fleur.

58. Du genre *Lilium*, Lis.

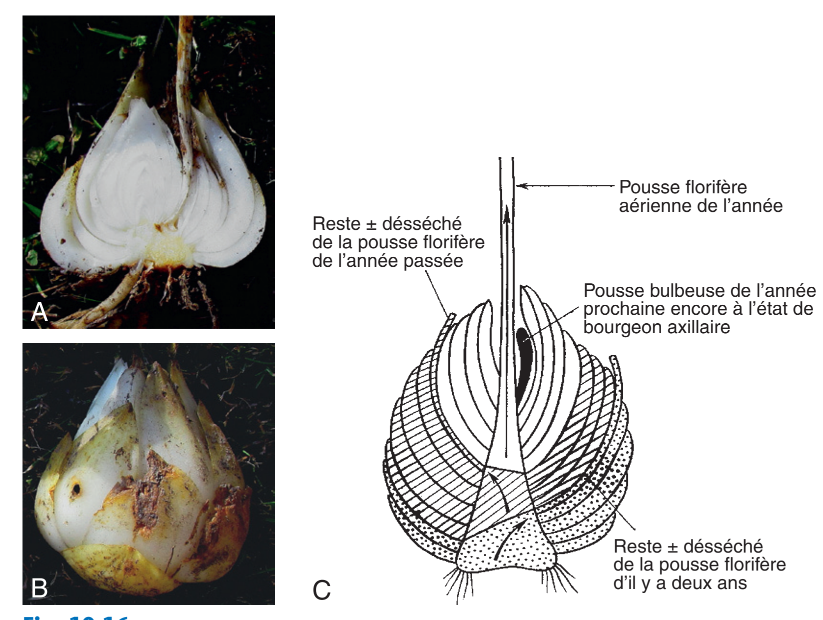


Fig. 10.16.
Bulbe écailleux de Lis et son mode de croissance sympodique.
Photos – A : coupe longitudinale. B : aspect extérieur des écailles.

bulbeuse) et, *d'autre part*, les jeunes racines ont la particularité de se contracter et de renfoncer le bulbe en terre. Souvent à l'aisselle des écailles ou tuniques des bulbes, quelques bourgeons axillaires (généralement un à deux) se développent en une jeune pousse bulbeuse : *c'est un caïeu*. Les parties les plus anciennes du bulbe père se détruisant peu à peu, les caïeux deviennent indépendants et donnent naissance à de nouveaux individus.

L'inflorescence, en grappe, est parfois réduite à une fleur solitaire et terminale (Tulipe).

La fleur, typiquement complète, est souvent prise en exemple pour décrire les Monocotylédones (fig. 10.15) :

$$(3+3)T,(3+3)E,3C$$

- l'ovaire est *supère*;
- les *tépales*, libres, sont *pétaloïdes*. On obtient des fleurs voyantes, riches en nectar, dont la pollinisation est entomophile;
- le fruit, pluriséminé, est une capsule.

Colchicacées et Mélanthiacées

Les Colchicacées (225 espèces) et Mélanthiacées (120 espèces) sont la famille de la Colchique et du Vérâtre (fig. 10.18) respectivement. Chez la Colchique, le bulbe type, décrit précédemment, se transforme en bulbe plein : les feuilles, au lieu de

constituer des organes de réserves, se réduisent à des bractées protectrices, tandis que le plateau, au lieu de n'être que le réceptacle des écailles ou des tuniques, se développe en une masse volumineuse dans laquelle les réserves s'accumulent (ex. : Colchique, fig. 10.17). Chez le Vérâtre (*Mélanthiacées*), on peut observer le passage du bulbe au rhizome : dans ce cas, on ne sait pas très bien si l'on est en présence d'un bulbe solide ou d'un rhizome à course plus ou moins oblique. Les styles sont encore libres (soudés chez les *Liliacées*) et la capsule est à déhiscence septicide

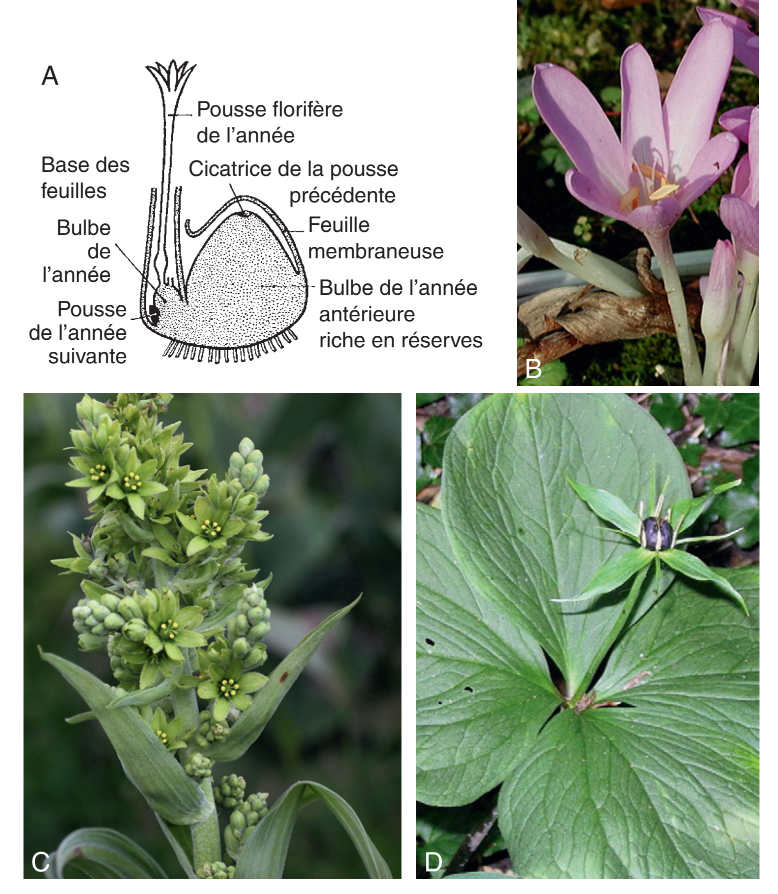


Fig. 10.17.
Colchicacées et Mélanthiacées.
A : bulbe plein de Colchique. B : fleur de Colchique, naissant directement du bulbe, sans feuilles. La tige feuillée portant le fruit sort au printemps suivant. C : Vérâtre. D : Parisette à 4 feuilles : la fleur, unique, est totalement tétramère.

(loculicide chez les *Liliacées*). On note aussi parfois une évolution de la trimérie vers la tétramérie chez la Parisette [(4+4)T, (4+4)E, 4C] qui est une Mélanthiacée.

Les graines et le bulbe de colchique sont utilisés pour leurs propriétés mitoclasiques, antigoutteuses. La colchicine, alcaloïde puissant, rend ces plantes très toxiques, comme les Vérâtres, très voisins, riches en vérâtrine.

Les *Smilacacées* (350 espèces surtout tropicales) correspondent aux Salsepareilles (*Smilax*); elles sont très différentes des autres Liliales par leur appareil végétatif : ce sont des vivaces à tiges grimpantes persistantes comme les feuilles à limbes élargis et pétioles minces, accompagnés de deux vrilles (fig. 10.9 et 10.18). Leurs fleurs, quoique très petites, suivent le modèle des *Liliacées* mais ici la capsule se transforme en baie. On utilise en pharmacie les rhizomes de différentes espèces tropicales.



Fig. 10.18.
Smilacacées.
Salsepareille : ici les deux vrilles sont enroulées autour d'un support; comparer avec la fig. 10.9.

ASPARAGALES

Les Asparagales, ordre considéré comme plus évolué, rassemblent d'importantes familles comme les *Orchidacées*, les *Asparagacées*; elles présentent une diversité de formes végétatives incluant même des formes «arborescentes» rares chez les Monocotylédones; elles synthétisent des *phytomélanines* rendant les graines noires; la différenciation des grains de pollen (fig. 10.40) est de type simultané, alors qu'elle est de type successif chez les Liliales.

Orchidacées (Orchidées)

Généralités

Les *Orchidacées*[59] sont la famille des Orchis (fig. 10.19), des Ophrys, du Vanillier. Avec plus de 22 500 espèces, c'est la *seconde famille*[60] des Angiospermes.

Les *Orchidacées*, répandues dans le monde entier, sont particulièrement diversifiées dans les régions intertropicales pluvieuses.

Cette famille est caractérisée par :

1. *l'absence d'albumen et donc de toutes réserves* – Les graines très nombreuses et très petites sont réduites à leur tégument mince, transparent, qui enveloppe un embryon non différencié.

L'absence d'albumen n'est pas due à une résorption mais au fait qu'après la double fécondation, le premier noyau d'albumen *ne se divise pas*. Cette particularité,



Fig. 10.19.
Platanthère ou « Orchis double-feuille ».
A : port de la plante. B : portion d'inflorescence avec une pollinie, *Po*, égarée, collée sur un pétale.

59. Du genre *Orchis*, qui, lui-même, rappelle que les tubercules de ces plantes sont en forme de testicules (*orchis*, en latin).
60. La première famille des Angiospermes est celle des Astéracées (23 600 espèces).

comme le défaut de phytomélanines, sont vraisemblablement liées à la *symbiose* avec des champignons (*cf.* plus bas).

2. des fleurs entomophiles très *zygomorphes* :

- le tépale interne supérieur est transformé en un *labelle*;
- l'androcée est incomplet sur chacun des deux cycles (*cf.* plus loin);
- les étamines sont, de plus, réunies au style pour former un *gynostème*.

Les *Orchidacées* sont remarquables par *leur mode de vie*, très varié, ce qui entraîne des modifications importantes de leur appareil végétatif.

Appareil végétatif

Les *Orchidacées* sont herbacées, vivaces et mycorhiziennes.

Sous les climats chauds et humides, ce peut être des lianes herbacées à tige grêle, avec, sur chaque nœud, une ou deux racines adventives aériennes (ex. : les Vanilliers) : mais le plus souvent, les *Orchidacées* vivent sur les arbres en *épiphytes* (dans les forêts tropicales pluvieuses où règne une obscurité permanente au niveau du sol, c'est leur seule chance de voir le soleil) et sont pourvues de *racines aériennes* généralement chlorophylliennes (fig. 10.20), tantôt pendantes, tantôt appliquées sur l'arbre-hôte. *Ces racines n'ont pas de poils absorbants* : à leur place, pour absorber l'eau des pluies et de l'atmosphère, se développe un *voile*, lisse et nacré, formé de plusieurs couches de cellules mortes (souvent garnies d'épaississements spiralés). Ce voile agit comme une véritable éponge.



Fig. 10.20.
***Phalaenopsis*, orchidée des Philippines,** la plus cultivée en appartement.
A : port de la plante. B : racines chlorophylliennes, épaisses (voile). C : fleur (*te*, tépales externes; *ti*, tépales internes latéraux; *l*, labelle; *g*, gynostème.

Sous nos climats, ce sont toujours des plantes terrestres *vivaces par un rhizome sympodique*. Chez la Listère, l'on a l'aspect classique du rhizome, *avec ses nombreuses racines adventives grêles*. Chez les Orchis et les Ophrys, les pousses rhizomateuses sont *extrêmement courtes*, pratiquement nulles, mais chacune d'elles se garnit d'un *tubercule*, formé par un faisceau de racines adventives tubérisées, soudées entre elles, soit incomplètement (tubercule digité), soit complètement (tubercule simple) et gorgées de réserves amylacées (le *salep* des orientaux est comestible).

Mycorhiziennes, les *Orchidacées* vivent *en symbiose* à plusieurs stades de leur développement avec des champignons du groupe des *Basidiomycètes* (*Tulasnella*…) dont la forme mycélienne est appelée *Rhizoctonia*.

Dans les conditions naturelles, les graines à embryon rudimentaire des Orchidacées *ne germent que si ce dernier est au préalable envahi par le mycélium* des Rhizoctonia.

Ce mode de germination particulier et la lenteur du processus expliquent le prix qu'atteignaient, autrefois, les Orchidacées exotiques. En effet, en dehors du fait que beaucoup doivent être cultivées en serre chaude, très peu d'horticulteurs connaissaient le *secret* de la culture des Orchidacées : lors de la germination, introduire un peu de terre dans laquelle avait poussé un précédent pied.

En fait, les *Rhizoctonia pallient l'absence de réserves des graines* : on peut faire germer des Orchidacées sur des milieux synthétiques stériles – en l'absence de *Rhizoctonia* – pourvu que ces milieux soient riches en sucre et en sels minéraux. C'est ainsi qu'opèrent les horticulteurs[61].

Les *Rhizoctonia* sont également nécessaires pour le développement des pousses successives.

Un des cas les plus nets est celui des Orchidacées à tubercules, type *Orchis* et *Ophrys*. Ce n'est que lorsque les racines adventives libres du nouveau tubercule sont infestées par les *Rhizoctonia* que se développe la pousse qui donnera le tubercule de l'année suivante. Cette infestation se produit lorsque l'ancien tubercule, complètement vidé de ses réserves, pourrit et meurt : les *Rhizoctonia* migrent alors vers les racines saines (fig. 10.21).

Exceptionnellement, l'orchidée ne synthétise plus de chlorophylle (les feuilles sont réduites à des écailles) et vit en parasite sur le champignon qui lui apporte des photosynthétats prélevés sur les arbres voisins : c'est le cas de la Néottie nid d'oiseau (les racines du rhizome, enchevêtrées et légèrement tubérisées par la présence du champignon, simulent un nid d'oiseau).

Appareil reproducteur

Fleur

Presque toujours disposées en grappe ou en épi (parfois solitaires ; ex. : Sabot de Vénus) les fleurs sont remarquables par leur forte entomophilie ; elles attirent les insectes, voire les oiseaux, par leur couleur, leur parfum et leur nectar (de nombreux genres possèdent un éperon nectarifère différencié sur le labelle).

---

61. La technique moderne de micropropagation des Orchidacées consiste à faire des cultures *in vitro* des méristèmes, lesquels engendrent des bourgeons capables de s'enraciner et de redonner des plantes entières.

Elles comprennent (fig. 10.19, 10.20 et 10.22) :

1. **Un périanthe de six (3 + 3) tépales pétaloïdes**. Le tépale interne supérieur est presque toujours converti en un *labelle*. Ce dernier est très différent des autres pièces périanthaires et, souvent, de forme compliquée; il comporte souvent à sa base une bosse (ex. : Ophrys) ou un éperon nectarifère (ex. : Orchis). Sa forme et sa coloration, caractéristiques, sont sans cesse évoquées pour la détermination des genres et des espèces.

Par sa forme, sa couleur, son parfum ou ses phéromones femelles, le labelle joue ainsi un *rôle attractif* pour les insectes (« l'appareil d'affichage ») mais – de plus – l'évolution lui fait jouer le rôle d' « *aire d'atterrissage* ». Primitivement, cette pièce est en haut de la fleur, donc impropre à fournir à l'insecte une plate-forme lui permettant de *visiter l'intérieur de la fleur*, où se trouvent pollen et stigmate à féconder. Aussi la fleur se tord sur elle-même de 180° :

- soit, le plus souvent, par torsion du pédicelle;
- soir, plus rarement, par torsion de l'ovaire : c'est le cas des Ophrys et des Orchis[62] dont les fleurs sont sessiles.

C'est la *résupination* : le labelle est devenu, en apparence, *inférieur*.

On trouve peu d'exceptions à cette règle : c'est le cas d'espèces malgaches pollinisées par des papillons de nuit qui aspirent le nectar, en vol, sans se poser; chez d'autres, l'évolution est poussée trop loin : au lieu d'une torsion de 180°, il s'est produit une rotation de 360° et le labelle est à nouveau supérieur!

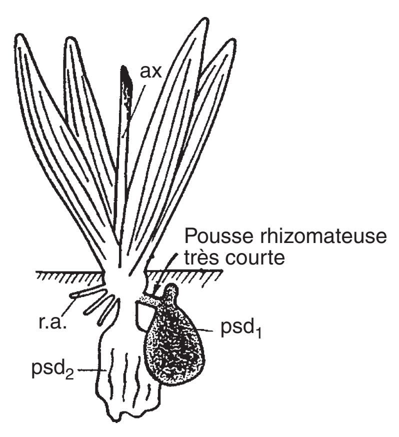


Fig. 10.21.
Mécanisme du développement chez les Orchidacées à tubercules.
ax, axe desséché de l'inflorescence au centre de la pousse aérienne et florifère de l'année; psd_1, tubercule se gorgeant de réserves après la floraison et qui servira à la floraison de l'année suivante, psd_2; *r.a*, racines adventives libres envahies par un champignon (mycorhize).

62. Dans ce cas, l'ovaire se remet droit après la fécondation, lors de sa transformation en fruit.

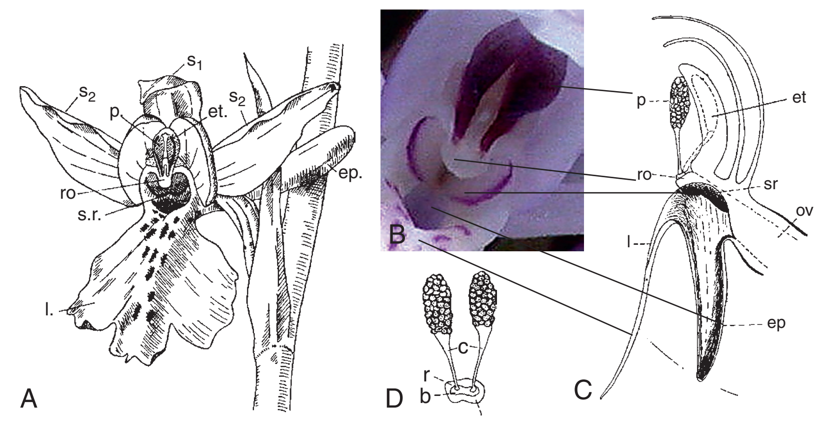


Fig. 10.22.
Fleur d'Orchis.
A : une fleur vue de face. B : détail du gynostème. C : la même fleur, en coupe longitudinale – s_1, tépale supérieur formant avec deux autres tépales le casque; s_2, tépales latéraux formant deux ailes; *l*, labelle correspondant au limbe du troisième tépale; *ep*, éperon de ce pétale; *ro*, correspondant à la partie supérieure de l'ovaire ou rostellum, sur laquelle est soudée l'étamine unique, *et*; *sr*, surface réceptive du pistil; *ov*, ovaire. D : un détail de l'étamine – le pollen est aggloméré en deux pollinies, *p*, chacune correspondant au contenu d'un sac pollinique; dans la fleur jeune ces pollinies sont disposées à l'intérieur des tissus de l'étamine, suivant le pointillé indiqué en C; chacune d'elles porte à sa base un appendice ou caudicule, *c*, qui s'insère par un renflement glutineux ou rétinacle, *r*, dans une fossette du rostellum dite bursicule, *b*, ce qui est représenté au centre.

2. **Au départ, l'androcée est réduit aux trois étamines inférieures** (fig. 10.23) (mais du fait de la résupination, elles sont, en apparence supérieures), c'est-à-dire à l'étamine inférieure du rang externe et aux deux étamines inférieures internes. Les autres sont tout à fait virtuelles[63] (fusionnées au labelle ?) ou représentées par des lobes ou par des glandes odorantes, d'interprétation discutable.

Chez les espèces les plus primitives, les trois étamines sont encore toutes trois fertiles et le pollen est normal.

- *Chez le Sabot de Vénus* et les genres voisins, les deux étamines latérales sont seules fertiles; le pollen est toujours normal. Quant à l'étamine inférieure, elle est réduite à une lame stérile appelée *staminode*.
- *Chez les Orchis*, *les Ophrys* et la plupart des autres espèces, donc *dans le cas général*, c'est au contraire l'étamine inférieure qui est la seule fertile. Les latérales sont réduites à des *staminodes* qui souvent se différencient en une petite cavité (la *bursicule*) laquelle secrète une pelote visqueuse ou *rétinacle* dont nous verrons le rôle en étudiant les particularités du pollen des Orchidacées. De plus étamines et staminodes sont réunis au style avec lequel ils forment un *gynostème*.

63. Quelques espèces archaïques ont encore 4 ou 5 étamines.

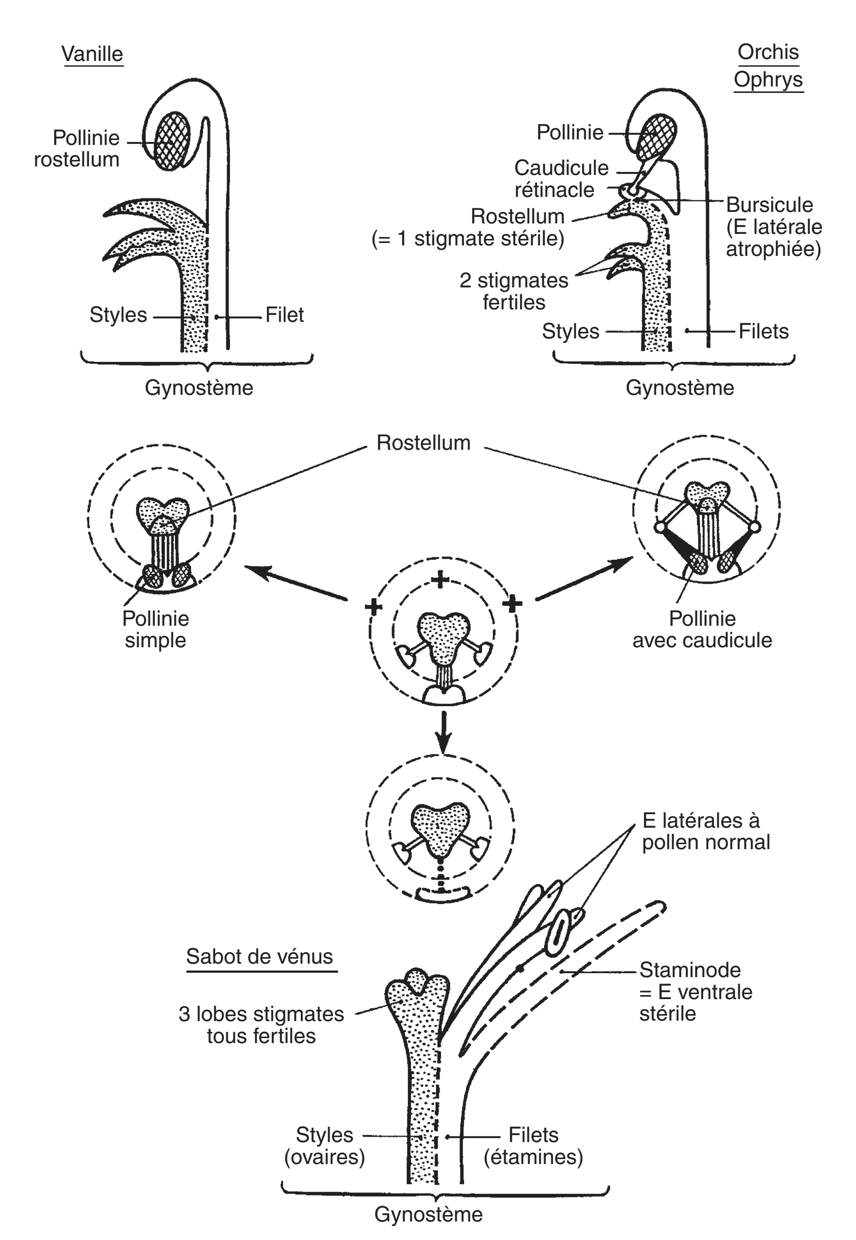


Fig. 10.23.
Le gynostème chez les Orchidacées.

3. **Le gynécée** comprend trois carpelles ouverts formant un ovaire uniloculaire[64]. De plus :

- le style est soudé aux filets des étamines (gynostème) ;
- les trois stigmates sont réceptifs chez les espèces les moins évoluées (groupe du Sabot de Vénus) ;
- chez les plus perfectionnées, le stigmate situé sous l'unique étamine se rabat vers l'avant et devient stérile : ce stigmate modifié ou *rostellum*[65] *s'interpose ainsi* entre l'étamine et les stigmates réceptifs : *la pollinisation directe est rendue impossible*.

Un cas célèbre est celui de la Vanille où le rostellum est très rabattu sur les stigmates. Chez cette plante, l'intervention d'un insecte est indispensable : généralement une abeille du genre *Mélipone*. La pollinisation ne se fait que dans les contrées où l'insecte existe (Mexique, Guyane). Ailleurs, si l'on cultive les Vanilliers, il faut polliniser leurs stigmates à la main.

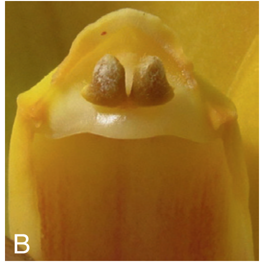
4. **Le pollen** est formé de grains séparés (espèces primitives et Sabots de Vénus) ou bien (espèces à une seule étamine) :

- réuni en tétrades (Néottie) ;
- ou aggloméré en masses plus volumineuses appelées *pollinies* (fig. 10.24). Leur consistance est variable : granuleuse, cireuse ou gluante. C'est le cas de la plupart des Orchidacées.

L'intérêt des pollinies est de réaliser un transport groupé. Cela est rendu d'autant plus nécessaire que le nombre des ovules dans chaque ovaire est ici très élevé.

Chez quelques espèces, les pollinies – au nombre de deux, quatre, six ou huit – sont des masses globuleuses libres (ex. : les deux pollinies du Vanillier). Mais généralement ces pollinies sont au nombre de 2 (une par loge) et plus





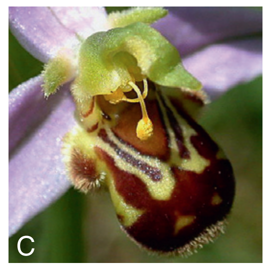


Fig. 10.24.
Les pollinies chez les Orchidacées.
B : gynostème d'une Orchidées tropicale montrant deux pollinies sans caudicule. A : pollinies cachées par l'enveloppe. C : pollinies à caudicule chez l'Ophrys abeille, espèce ayant la particularité, à défaut d'insecte pollinisateur, de s'autoféconder par courbure de la pollinie vers les stigmates fertiles.

64. Chez les espèces les plus primitives, l'ovaire est encore triloculaire.
65. Du latin *rostellum*, petit bec.

complexes, en forme de massue; chacune d'elles possède un pédicelle gommeux, le *caudicule*[66], *qui la rattache au rostellum par l'intermédiaire d'une masse gélifiée, gluante, le rétinacle*[67] sécrété par les bursicules (qui sont, nous l'avons vu, des étamines latérales modifiées).

Quand un insecte visite la fleur, son front bute sur le rostellum et par suite sur les rétinacles des deux pollinies qui se collent à lui. De la sorte, il transporte les pollinies aux autres fleurs, ce qui assure une *pollinisation croisée*[68].

Fruit

Le fruit est une capsule à trois valves, délimitées par six fentes (deux par carpelle) situées de part et d'autre des placentas (fig. 10.25). On dit qu'on a une déhiscence *paraplacentaire*.

Dans tous les cas, cette capsule émet des graines *extrêmement nombreuses*, mais très petites : nous en avons étudié la structure et la germination.

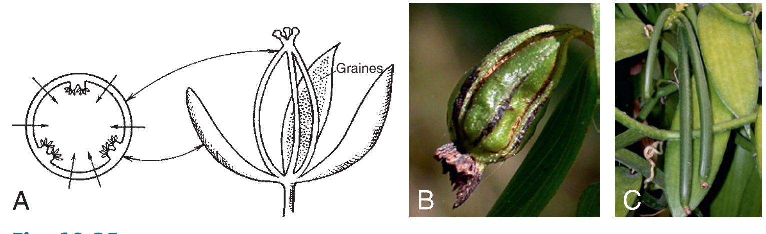


Fig. 10.25.
Déhiscence paraplacentaire de la capsule des Orchidacées.
A : les fentes de déhiscence situées de part et d'autre de la ligne de suture des carpelles, au nombre de six, isolent un cadre stérile formé par les nervures médianes des 3 carpelles; il se forme 3 valves portant de très nombreuses et très petites graines (à gauche, coupe transversale du fruit avant déhiscence; à droite la déhiscence de la capsule. B : capsule entrouverte d'Epipactis. C : gousses de Vanille, deux des six fentes de déhiscence fonctionnent : les deux valves résultant simulent une gousse.

Principales Orchidacées

Nous citerons :

- les Orchis, à éperon nectarifère;
- les Ophrys dont la fleur prend l'aspect d'un insecte d'où leur nom d'Ophrys mouche (fig. 10.26) – abeille (fig.10.24) ou bourdon. Il s'agit d'un véritable mimétisme permettant d'assurer avec une très grande efficacité la pollinisation croisée : la fleur par ses couleurs, ses phéromones et sa pilosité leurre le mâle d'un hyménoptère particulier qui la prend pour une véritable femelle de son espèce;

66. Du latin *cauda*, queue.
67. Du latin *retinaculum*, qui attache.
68. Cette pollinisation croisée est d'ailleurs parfois mise en défaut; ainsi, chez les Ophrys (fig.10. 24), si aucun insecte n'a visité la fleur, la pollinies demeurent en place. En fanant le caudicule perd sa rigidité et tout en restant fixées au rostellum, les pollinies tombent sur les stigmates.

- la Listère à feuilles ovales, qui avec les deux précédents est rencontrée le plus fréquemment dans la région parisienne ;
- le Vanillier utilisé pour ses « gousses » ;
- les Sabot de Vénus (fig. 10.26), dont la seule espèce française est menacée par le vandalisme et protégée spécialement. *Toutes les Orchidées du monde sont protégées : elles figurent au moins sur l' Annexe II de la CITES. (Convention on International Trade in Endangered Species of Wild Fauna and Flora* – Convention internationale sur le commerce des espèces animales et végétales).

Les Cattleyas (fig. 10.26), ainsi que de nombreuses autres *Orchidacées*, sont cultivées.







Fig. 10.26.
Orchidacées.
A : Sabot de Vénus. B : Ophrys mouche. C : Cattleya.

Asparagacées[69]

Cette famille remarquable par son appareil végétatif, comprend 2 250 espèces ; elle est parfois décomposée en cinq familles :

- *Asparagacées s.s.* (Asperges) ;
- *Agavacées* (Agaves, Yuccas) ;
- *Convallariacées* (Muguet, Sceau de Salomon) ;
- *Hyacinthacées* (Jacinthe, Muscari, Scille) ;
- et *Ruscacées* (Fragon ou Petit houx et Dragonniers).

Appareil végétatif

Les *Asparagacées* sont des plantes généralement vivaces mais il existe également quelques formes « *arborescentes* », elles croissent alors dans les *pays chauds* et sont souvent limitées à certaines régions auxquelles elles donnent une physionomie particulière à la végétation ; comme les Yuccas des déserts du Mexique et du sud des États-Unis ou les Dragonniers des îles Canaries, atteignant plusieurs centaines d'années, aux troncs pouvant atteindre de 5 mètres de large. Nous avons vu précédemment le mécanisme de cet accroissement de diamètre (fig. 10.8).

69. Du grec, *sparassein*, déchirer ; quelques espèces ont des épines.

Les *Asparagacées* herbacées sont souvent rhizomateuses comme, par exemple, le Sceau de Salomon (fig. 10.27).

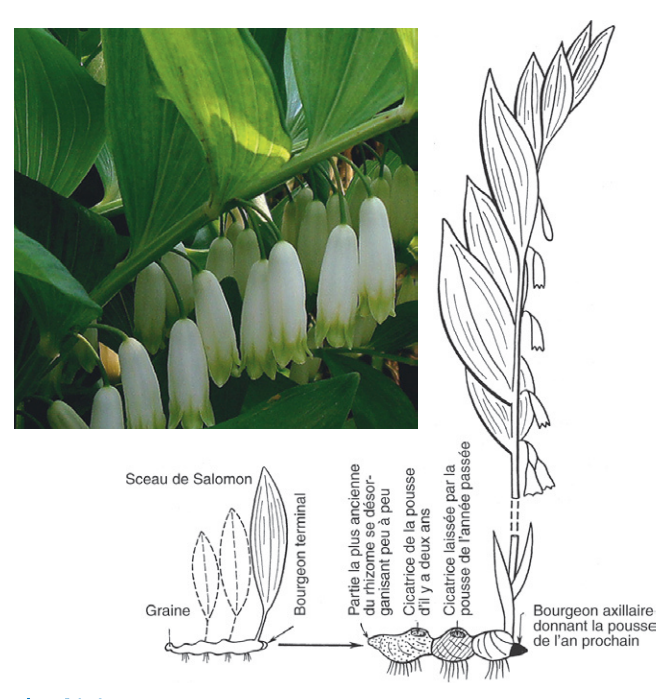


Fig. 10.27.
Sceau de Salomon.
Tige aérienne fleurie et rhizome sympodique.

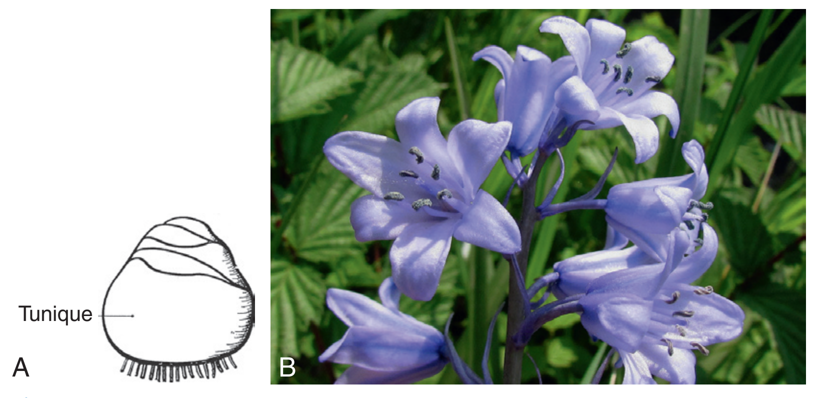


Fig. 10.28.
Bulbe tuniqué chez les Asparagacées.
Jacinthe d'Espagne.

Les Jacinthes, Muscaris, Scilles sont des espèces à bulbes tuniqués (fig. 10.28).

Les feuilles portées par les rhizomes sont rudimentaires, réduites à des écailles et dépourvues de chlorophylle. *En réalité*, lorsque le rhizome est jeune, il porte également des feuilles aériennes complètes, qui sortent de terre pour s'épanouir : en effet, ces feuilles vertes sont nécessaires à son alimentation carbonée. Devenue adulte, la plante fleurit et la pousse florifère porte *de nombreuses feuilles vertes à la base;* celles-ci suffisent à alimenter le rhizome et même à mettre en réserve les substances nécessaires à la croissance de la pousse suivante : *le rhizome ne porte plus que des écailles*. Chez le Sceau de Salomon, le Muguet il n'y a qu'une seule pousse florifère par an et, plus rarement, plusieurs (cas de l'Asperge où un seul pied donne, par an, plusieurs jeunes pousses comestibles : les asperges). Exceptionnellement, la pousse florifère devient ligneuse et persiste plusieurs années (Petit houx).

Chez le Petit houx (fig. 10.29) et l'Asperge, les rameaux peuvent s'aplatir et simuler des «fausses feuilles» : ce sont des *cladodes* (du grec *klados*, rameau) et les vraies feuilles – alors sans utilité – disparaissent.

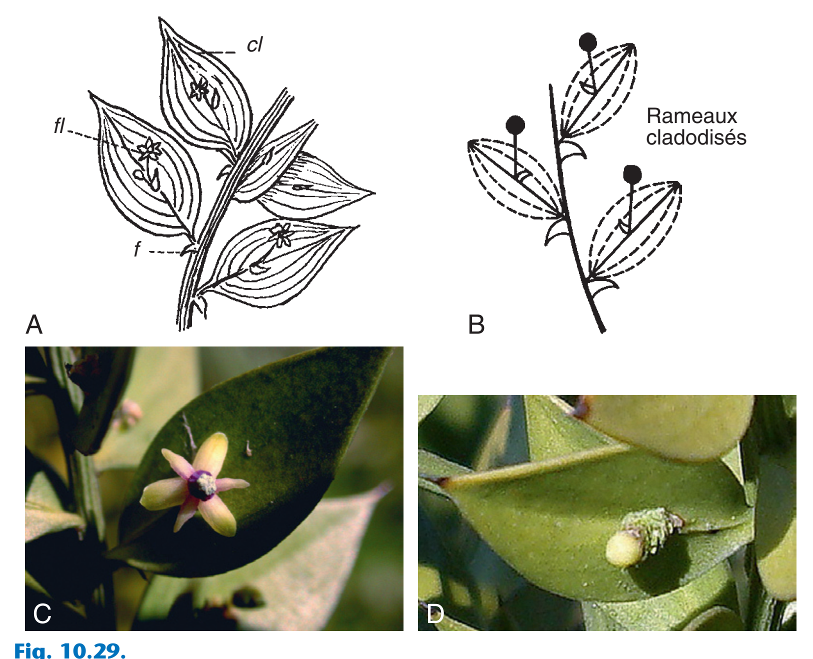


Fig. 10.29.
Cladodes de Petit Houx.
A : *cl*, cladodes; *f*, bractées axillant les rameaux cladodisés; *fl*, fleurs dont le pédicelle est lui-même axilé par une bractée. B : schéma théorique de l'inflorescence. C : illustration de A. D : bouton floral et traces des anciennes fleurs portées par un axe court.

Ces « fausses feuilles » portent des fleurs, ce qui est la preuve que ce ne sont pas de vraies feuilles. En fait, chez ces espèces, la partie aérienne « cladodisée » n'est constituée que par l'inflorescence ce qui explique sa ramification (les axes végétatifs dressés des Monocotylédones ne sont pas ramifiés).

Appareil reproducteur

Les fleurs plus petites que chez les *Liliacées*, à tépales pouvant se souder en un tube plus ou moins long (Jacinthe, Sceau de Salomon, Muguet), sont souvent réunies en grappes à l'aisselle des feuilles ou en inflorescences plus complexes (Yuccas, Agaves) ; elles sont blanches pour les plus grandes (Muguet, Sceau de Salomon, Yucca), bleues en forme *campanulée*, en cloche, ou *urcéolée*, en grelot (les Jacinthes et alliées) ou verdâtres et assez petites (Dragonniers, Petit houx). On note parfois une évolution vers des fleurs dioïques (*diécie*) (Asperge, Petit houx).

L'ovaire est en général supère (infère chez les *Agavacées*). Le fruit de type capsule évolue vers la baie chez de nombreux genres.

Utilisations

On utilise en pharmacie les fleurs de Muguet (tonicardiaque) et les rhizomes de Petit houx.

Les Asperges comportent une espèce alimentaire et des espèces ornementales (Asparagus des fleuristes). Le Muguet, symbole du 1er mai, les Jacinthes, Scilles et Muscaris sont horticoles.

Les Agaves (221 espèces) et les Yuccas (47 espèces), tous deux originaires des régions sèches d'Amérique, sont fréquemment plantés en ornement. Le Sisal est une espèce d'Agave riche en fibres textiles (cordages, nattes…) et la fermentation des feuilles *d'Agave* produit la *tequila*.

Amaryllidacées

Les *Amaryllidacées* (1 750 espèces) comportent notamment les Amaryllis, Narcisses, Jonquilles. Le genre Ail est le plus important (750 espèces). Ce sont des plantes vivaces bulbeuses comme les *Liliacées*. Chez les Ails, les bulbes, de vivaces (Poireau, Ciboulette), peuvent devenir bisannuels (Oignon, qui « monte » à fleurs seulement la deuxième année) ou annuels (Ail cultivé, fig. 10.30, Échalote).

Généralement cette évolution régressive est compensée par des phénomènes de multiplication végétative : *bulbilles* (au niveau de l'inflorescence), *caïeux* assurant la survie de l'espèce. C'est le cas de l'Ail où les bourgeons axillaires du bulbe se transforment en caïeux, ici appelés « gousses », tandis que les tuniques du bulbe originel se dessèchent. L'ensemble forme la « tête d'ail ».

L'inflorescence en ombelle simple, est enfermée d'abord dans une spathe. L'ovaire est infère sauf chez les Ails et se transforme en capsule.

Les Ails sont alimentaires : Ails (Ail, Oignon, Poireau, Ciboule, Échalotte…), les Narcisses, Jonquilles, Perce-neige et Amaryllis sont utilisés en ornement (Narcisses, Amaryllis…).

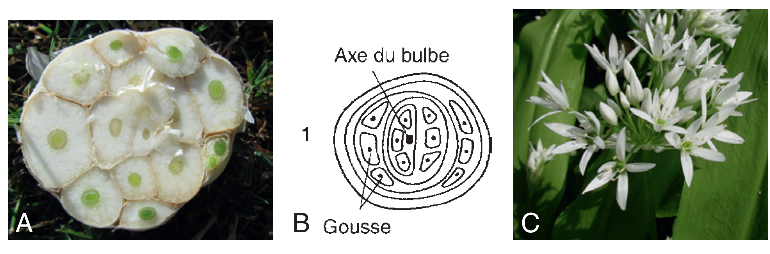


Fig. 10.30.
Coupe transversale d'un bulbe d'Ail cultivé.
A et B : mise en évidence des caïeux appelés populairement gousses. C : ombelle d'Ail des ours.

Les *Xanthorrhéacées* (fig. 10.31) réunissent 830 espèces à rhizomes (Asphodèles) ou plus ou moins « arbustives », à formations secondaires extrafasciculaires comme chez les Yuccas et les Dragonniers. Les Xanthorrhées, à tige unique, dressent leur silhouette souvent calcinée[70] par les incendies dans la brousse australienne (les Asphodèles sont également résistantes au feu en Méditerranée). Les Aloès (446 espèces surtout d'Afrique du Sud) (*Aloe* en latin) sont aussi des végétaux à faciès particulier : ce sont d'arbustes à feuilles grasses, caractéristiques des brousses sud-africaines. On utilise en pharmacie le suc de divers Aloès (purgatif). La Scille maritime (*Drimia maritima*) est une Xanthorrhéacée méditerranéenne utilisée comme diurétique (et raticide pour la variété rouge).
Les *Iridacées* (2 000 espèces (fig. 10.32) dont les Iris, les Crocus, le Safran ou *Crocus sativus*) présentent un androcée limité par *la perte du verticille interne d'étamines* et l'apparition d'une légère zygomorphie chez certains genres (Glaïeuls, fig. 10.32, C) ; l'ovaire est infère. Ces caractères rappellent les *Orchidacées*.

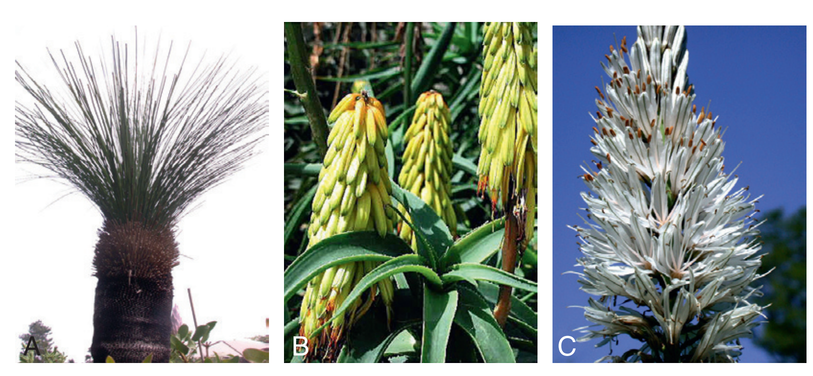


Fig. 10.31.
Xanthorrhéacées.
A, *Xanthorrhée*, genre asutralien. B : *Aloès*, genre sud-africain. C : *Asphodèle*, genre méditerranéen.

70. D'où leur surnom de « blackboys » donné par les Australiens.

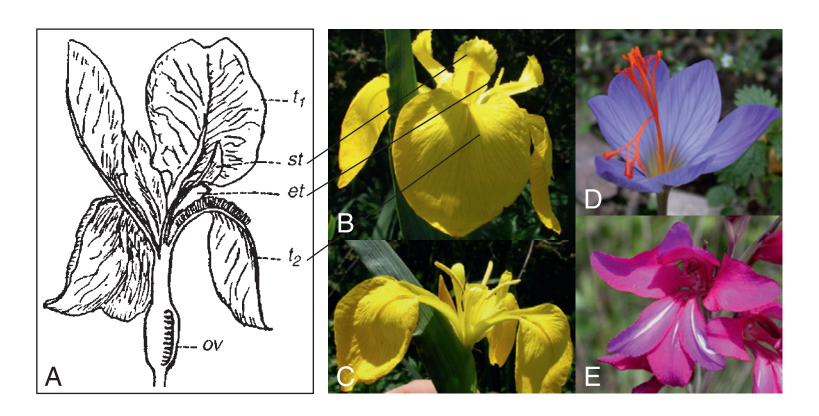


Fig. 10.32.
Iridacées.
A : fleur de l'*Iris d'Allemagne*; t_1, tépale interne dressé; t_2, tépale externe rabattu et couvert d'une bande de poils jaunes collectant le pollen de l'étamine; *et*, placée juste au-dessus; *sf*, stigmate prolongé par une lame colorée obligeant l'insecte à la recherche du nectar à se barbouiller du pollen tombé sur la bande de poils, qu'il transportera ainsi sur le stigmate d'une autre fleur; la pollinisation est croisée; *ov*, ovaire infère (vu en coupe longitudinale). B : *Iris faux-acore* : fleur entière à tépales internes *t1*, peu visibles, masqués par les stigmates pétaloides *st*. C : même fleur sans les stigmates : les 3 étamines sont bien visibles ainsi que les tépales supérieurs *t1*. D : *Safran* (stigmates orange). E : *Glaïeul :* noter la zygomorphie de la fleur.

Commélinidées

Cet ensemble, de plus de 25 400 espèces, est caractérisé par un marqueur chimique, *l'acide férulique*, présent au niveau de la paroi pecto-cellulosique et par des vaisseaux parfaits (alors que ces derniers sont absents ou présentent des ponctuations scalariformes chez les liliidées).

Les Commélinidées réunissent des ordres qui ont diversement évolué en fonction de leur environnement. : les Arécales, les Poales et un clade terminal composé des Commélinales et des Zingibérales.

ARÉCALES

Cet ordre se limite aux Palmiers.

Arécacées (Palmiers)

Avec 2 400 espèces, c'est une importante famille de Monocotylédones mais son impact est surtout marquant dans les paysages et l'économie tropicaux.

Les Arécacées ou Palmiers , apparus dès le Crétacé supérieur ont conquis les régions chaudes, humides et venteuses (ils résistent particulièrement bien aux cyclones), ce qui explique qu'on les rencontre dans les îles, les bords de mer, ainsi que dans les régions chaudes dépourvues de forêts denses.

Bien que fondamentalement de structure herbacée (p. 91), ils ont développé un port arborescent (fig. 10.8) grâce à des astuces diverses (multiplication des faisceaux conducteurs de sève; tissus de remplissage pouvant présenter la dureté de l'acier…) qui permettent une structure de « tronc » appelée stipe. Toutefois l'absence d'écorce protectrice les rend sensibles au gel et, à quelques exceptions près, les Palmiers ne dépassent pas le 44 degré de latitude Nord.

La protection des fleurs d'une même inflorescence est réalisée par une *spathe* (fig. 10.33). Les nombreuses fleurs ainsi protégées se simplifient : les tépales sont souvent réduits à des écailles et les fleurs généralement unisexuées. La pollinisation est le plus souvent anémophile.

De façon générale, deux des trois carpelles, uniovulés, avortent et le fruit est monosperme, ce qui peut s'expliquer par la grande densité des inflorescences.

À titre d'exemple citons : le Palmier-dattier (dont le fruit est une baie monosperme), le Cocotier (dont le fruit, la noix de coco, est une drupe à enveloppe fibreuse), les Palmiers à huile, l'Aréquier dont le fruit ou noix d'arec, riche en arécoline, est utilisé en pharmacie (fig 10.34). Les *Calamus* ou « Palmiers joncs », lianescents (les sièges et les meubles en *rotin* proviennent de *C. rotang*)…



Fig. 10.33.
Palmier-dattier.
A : port avec stipe. B : spathe ligneuse enveloppant le spadice ramifié.

POALES

Chez les Poales, la pollinisation, d'abord assurée par les insectes ou les oiseaux chez les Broméliacées, évolue vers l'anémogamie. Cela aboutit à des familles aux fleurs de plus en plus condensées dont le périanthe est réduit à des pièces écailleuses chez les Cypéracées et Poacées, familles cosmopolites surévoluées, devenant des herbes occupant souvent de vastes espaces, à feuilles étroites et engainantes adaptées aussi bien aux régions chaudes que froides.



Fig. 10.34
Arécacées utiles.
A : feuillage d'*Elaeis guineensis*, palmier à huile. B : feuillage et régime de l'Aréquier (*Areca*, nom utilisé pour nommer la famille des Palmiers). C : jeune Cocotier apporté par la mer.

Poacées[71] *(Graminées)*

Caractères généraux

C'est la famille du Blé, de l'Avoine, du Riz, du Maïs, des céréales[72] en général.

Cette famille, parmi toutes celles du règne végétal, *occupe une place à part*, non seulement par le nombre de ses espèces, 10 550, mais encore par son ubiquité, sa répartition et son intérêt humain, historique comme économique. Si les *Poacées* ne sont pas la première famille en nombre d'espèces, elles le sont probablement en termes d'impact écologique, de biomasse et de productivité agricole.

Sur des zones entières du globe, les *Poacées* constituent l'élément dominant de la flore : *prairie*, *savanne*, *steppe*, *pampa*, *jungle à bambous*; ajoutons-y les pelouses alpines, les rizières, les champs de céréales; sans conteste cette famille est la *première* par les espaces qu'elle couvre.

De plus, les *Poacées* fournissent les éléments indispensables à la nourriture des hommes, soit directement par leurs céréales, leurs espèces sucrières, soit

71. Du genre *Poa*, Pâturin. Selon les règles modernes de la nomenclature, le nom des taxons supérieurs doit être tiré d'un nom de genre mais l'usage du terme Graminées persiste.
72. À l'exception du Blé noir ou Sarrasin qui est une Polygonacée (*cf.* p. 207).

indirectement par les espèces fourragères apportant, par le biais de l'animal, les protéines dont nous avons besoin.

C'est d'ailleurs l'invention de l'agriculture, quelque part sur les collines dominant la Mésopotamie, il y a environ 8000 ans, qui permit aux populations dispersées et essentiellement nomades de parvenir aux groupements sédentaires et denses du néolithique, c'est-à-dire finalement à la civilisation.

Le Prix Nobel de la Paix attribué en 1970 pour la première fois à un scientifique, l'agronome Norman Ernest Borlaug pour ses travaux sur la sélection de nouvelles races de Blé à haut rendement, traduit l'importance considérable des graminées dans la vie des hommes de tous les temps. Les travaux de Borlaug, étendus à d'autres céréales (Riz, Maïs…) ont modifié les données du problème alimentaire de nombreux pays en voie de développement (Mexique, Inde, Pakistan…) et furent à la base d'une véritable mutation agricole appelée « révolution verte ».

Dans l'avenir, l'obtention de symbiose procaryotes fixateurs d'azote-céréales ou encore le transfert de l'opéron « nif » responsable de la fixation de N_2 dans le génome des *Poacées* permettraient de nouveaux progrès dans le domaine alimentaire.

En ce qui concerne le métabolisme du carbone, les *Poacées* sont la famille qui, de loin, possède le plus d'espèces dites en C4.

Ces espèces, qui différencient deux types de chloroplastes, fixent le CO_2 avec un rendement 4 à 5 fois supérieur à la moyenne. La plupart des céréales tropicales (Maïs, Sorgho, Mil…) et la Canne à sucre appartiennent à ce type.

Sous l'angle plus strictement botanique, cette famille – très évoluée – est *remarquable par l'extrême spécialisation de tous ses organes*; spécialisation de l'appareil végétatif caractérisé par le chaume; spécialisation de l'inflorescence et de la fleur, tout à fait typique; spécialisation du fruit et de l'embryon.

Il en résulte qu'une Poacée ne ressemble à rien d'autre et se reconnaît facilement, mais qu'inversement rien ne ressemble plus à une Poacée qu'une autre Poacée : les botanistes débutants le savent bien!

Appareil végétatif

Les Poacées sont des plantes herbacées et généralement de faible dimension :

- annuelles, celles-ci sont pourvues de *nombreuses racines*, dites *fasciculées* vu leur forme en faisceaux, qui prennent naissance à la base de la tige (ex. : Blé);
- vivaces, elles présentent une souche ou un rhizome qui, souvent, se ramifie[73] et, chaque année, donne naissance à de nouvelles tiges aériennes (ex. : Chiendent).

La tige aérienne porte le nom de *chaume*; elle est *creuse et cylindrique*; sa cavité est interrompue régulièrement, au niveau des nœuds, par des *diaphragmes*. La tige présente cependant à l'état jeune, une moelle formée d'un tissu

73. Dès lors que les axes ne sont plus aériens (*cf.* p. 92) mais portés par le sol, les ramifications sont mécaniquement possibles.

lâche. Dans quelques genres, cette moelle persiste et s'accroît en même temps que la tige s'agrandit : c'est le cas de la Canne à sucre où elle est sucrée.

La partie végétative du chaume se ramifie fréquemment à la base. Cette « ramification » résulte d'un mécanisme de multiplication végétative : au niveau des nœuds, au contact du sol, apparaissent des bourgeons et des racines engendrant un nouvel axe feuillé. Ce phénomène est très marqué chez les espèces gazonnantes; chez les céréales, on en accroît encore l'importance par le roulage. Au-dessus de chaque nœud se trouve un méristème dit intercalaire qui assure la montaison des chaumes, précédent l'épiaison et permet également aux tiges versées par la pluie ou piétinées de se redresser.

Les chaumes, généralement de taille réduite, prennent une particulière importance chez les Bambous.

Les feuilles sont *distiques* (fig. 10.38 et 10.40), c'est-à-dire qu'elles s'insèrent suivant deux génératrices opposées. Elles naissent de toute la circonférence des nœuds et forment à leur base une *gaine fendue en avant*, c'est-à-dire que les bords ne se soudent pas l'un à l'autre.

À la jonction du faux limbe rubanné et de la gaine, se différencie une *ligule*, petite expansion membraneuse qui empêche la pluie de pénétrer dans la gaine. Chez les Bambous, un faux pétiole s'individualise.

Chez les espèces prairiales les feuilles conservent, à la base du faux limbe, une zone méristématique qui leur permet de repousser après avoir été broutées (ou tondues !).

Appareil reproducteur

L'inflorescence

L'inflorescence élémentaire des Poacées est *l'épillet*.

L'épillet comprend un axe très court (fig. 10.35) :

- protégé à sa base par deux bractées ou feuilles modifiées, les *glumes* (ex. : la « balle d'avoine »). Celles-ci sont de taille inégale : l'une est dite inférieure, l'autre supérieure;
- sur son axe sont insérées les fleurs, en nombre variable, de 1 à 15 selon les espèces; chaque fleur est, en outre, entourée de deux bractées, les *glumelles*.

L'inflorescence des Poacées présente *deux types bien tranchés* (fig. 10.36) :

- *dans l'un*, les épillets sont sessiles et directement portés sur un axe commun[74] : ils sont alors groupés en *épi*, insérés en nombre variable sur les « dents » de l'axe ou *rachis*, d'où le terme abusif « d'épi » donné à l'ensemble. Chez l'Orge, les épillets sont groupés par 3 sur chaque dent; chez le Blé et le Seigle, ils sont solitaires;
- *dans l'autre* (le plus fréquent) ils sont *pédicellés et portés par des pédoncules ramifiés à plusieurs degrés* (grappe, cyme…) formant une *grappe composée* à laquelle on donne le nom de *panicule* (ex. : Avoine).

La fleur

Chaque fleur (fig. 10.35), toujours de dimension très réduite, est entourée de deux bractées (ou feuilles modifiées) :

74. La bractée qui devrait axiller l'épillet est très rarement marquée (ex. : Maïs).

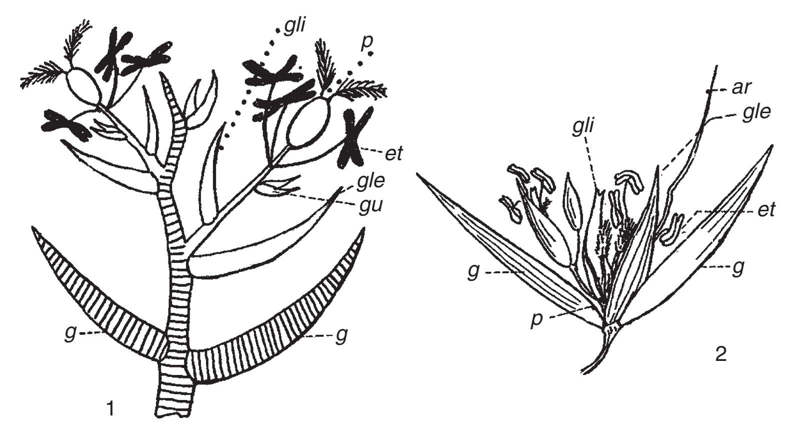


Fig. 10.35.
A : *schéma d'un épillet* (la longueur des pédicelles et des pédoncules a été exagérée pour mieux montrer les rapports existant entre les différentes bractées); *g*, glumes; *gli*, glumelle interne; *gle*, glumelle externe; *gu*, glumellules; *p*, ovaire surmonté de ses deux stigmates plumeux; et, étamines. B : *épillet triflore de l'Avoine* (deux fleurs seulement sont fertiles). Comparer avec le schéma théorique en 1 (*ar*, arêtes).



Fig. 10.36.
Inflorescences de Poacées.
A : « épis » (épis d'épillets) de Blé. B : panicule d'Avoine élevée.

- *une glumelle externe dite inférieure*, en forme de carène et qui recouvre entièrement la fleur. Elle présente une nervure médiane qui se prolonge fréquemment en une arête (glumelle aristée);

- *une glumelle interne dite supérieure*. Elle ne possède pas de nervure médiane, mais deux nervures latérales, qui lui confèrent une forme bicarénée. Plus réduite que la glumelle inférieure, elle tend à avorter.

Viennent ensuite :

- deux petites pièces, les *glumellules*, qui en se gonflant, lors de l'épanouissement de la fleur, contribuent à écarter les glumelles, ce qui permet la sortie des anthères et des stigmates;
- *un verticille de trois étamines* dont les filets s'allongent fortement quand le pollen approche de la maturité. Les filets passent ainsi entre les deux glumelles et font pendre à l'extérieur de l'épillet, les anthères qui sont *médifixes*[75]. La position des anthères et le fait qu'elles oscillent aisément à l'extrémité du filet facilitent l'entraînement du pollen par les courants atmosphériques. La pollinisation, *anémophile*, se prête parfaitement à la fécondation d'individus dont les espèces couvrent de vastes étendues (prairies, steppes…); l'abondance et la légèreté du pollen des graminées est à l'origine d'allergies de type « rhume des foins », fréquentes en juin, au moment de la floraison et de la fauche de nombreuses prairies;
- *un ovaire uniloculaire*, surmonté de deux stigmates plumeux qui retiennent aisément les grains de pollen, ne renfermant *qu'un seul ovule*.

La fleur ainsi décrite est bien singulière : elle porte la marque d'une spécialisation poussée (notamment due à l'anémogamie). On peut cependant la ramener au type classique des Monocotylédones :

$$(3+3)T, (3+3)E, 3C$$

En effet :

- la structure anatomique de l'ovaire uniloculaire montre que 3C le constituent (cela se décèle par le nombre des faisceaux cribro-vasculaires), d'ailleurs les Bambous ont trois stigmates;
- chez les Bambous, le Riz, il y a deux verticilles d'étamines, donc bien (3+3)E;
- les deux glumellules représentent le verticille interne du périanthe. De plus toujours chez les Bambous qui sont des Poacées primitives, on trouve trois glumellules;
- le verticille externe du périanthe est représenté par les glumelles primitivement au nombre de trois. La glumelle inférieure est demeurée isolée, tandis que les deux autres glumelles se sont soudées pour donner la glumelle supérieure, qui effectivement possède deux nervures. L'étude des homologues des gènes ABC de l'Arabette confirme cette interprétation (*cf.* p. 66).

Le fruit et la graine

Le fruit des Poacées est typique : c'est un *caryopse*, c'est-à-dire un akène dont l'enveloppe est intimement soudée au tégument de la graine[76].

---

75. Le filet de l'étamine s'insère dans ce cas sur le dos de l'anthère, en son milieu.
76. Les glumelles adhèrent parfois également au péricarpe (ex. : Orge, Riz). On dit que les « grains sont vêtus ».

La graine contient un albumen amylacé très abondant (broyé, il donne la farine) et limité extérieurement par une assise à gluten (de nature protéique).

L'embryon (fig. 10.37) est situé sur le côté et non au centre de la graine, comme il l'est en général ; il est dit « extraire ».

On y retrouve les parties fondamentales de l'embryon des Monocotylédones mais ici très modifiées :

- le point végétatif est un véritable bourgeon contenant plusieurs feuilles. La première feuille forme un étui pratiquement clos, ouvert au sommet par une petite fente, c'est le *coléoptile*, bien connu des physiologistes et à l'origine de la découverte des sustances de croissance du groupe de l'auxine. La deuxième, la troisième et la quatrième sont normales et réduites à l'état d'ébauches dans le bourgeon ;
- la partie radiculaire de l'embryon est également très modifiée. La véritable racine de l'embryon est devenue non fonctionnelle : elle se réduit à une sorte de capuchon, le *coléorhize*, qui entoure une racine adventive née sur la base de la tige et qui, physiologiquement, joue le rôle de la vraie racine.

Classification et plantes principales

Les Poacées (fig. 10.38) sont très homogènes et leur division est basée sur des caractères trop particuliers pour en faire état ici[77].

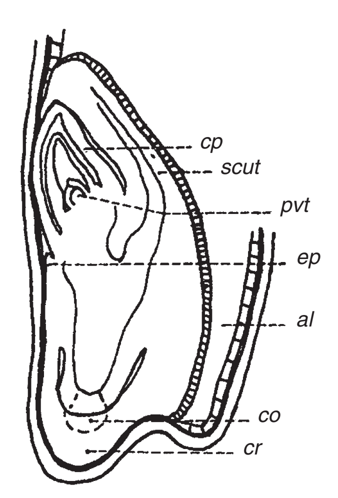


Fig. 10.37.
Embryon des Poacées.
cp, coléoptile ; *scut*, scutellum ; *pvt*, point végétatif ; ep, épiblaste dépendance ventrale du scutellum ; *co*, coiffe ; *cr*, coléorhize ; *al*, albumen ; *ag*, assise à gluten.

---

77. Il est cependant intéressant de noter que tout un groupe a ses substances de réserves constituées de saccharose tandis que tout un autre est caractéristé par des fructosanes (polymères du fructose).

Nous citerons :

1. ***Les céréales alimentaires*** : les Blé (fig. 10.36), Orge, Seigle chez lesquels les épillets s'insèrent directement sur l'axe de l'inflorescence.

Un débutant les confond souvent : chez l'Orge, il y a trois épillets par dent, mais ces épillets ne comptent qu'une fleur, chez le Blé et le Seigle, il n'y a qu'un épillet par dent, mais plusieurs fleurs par épillets (deux, chez le Seigle; 1, 2, 3, chez le Blé) ce qui donne dans tous les cas un aspect assez voisin. Pour voir s'il y a trois épillets de une fleur ou épillet de trois fleurs, il faut une certaine habitude et, si la fleur est petite, l'usage d'une loupe. Cela dit, un agriculteur, sans rien savoir de ces précisions botaniques, reconnaîtra facilement les céréales… à la couleur plus ou moins foncée des feuilles, à la forme générale de l'épi, étroit ou ventru…

L'Avoine a des épillets longuement pédicellés (fig. 10.36).

Le Sorgho et le Mil sont originaires d'Afrique; le Riz d'Asie; le Maïs, espèce à inflorescences unisexuées, de l'Amérique Centrale. Les pratiques culturales et le jeu de la sélection ont considérablement modifié l'épi femelle des Maïs, ou « panouille ».

À côté des céréales alimentaires, nous placerons la Canne à sucre, dont la moelle du chaume est sucrée (sucre de canne, rhum).

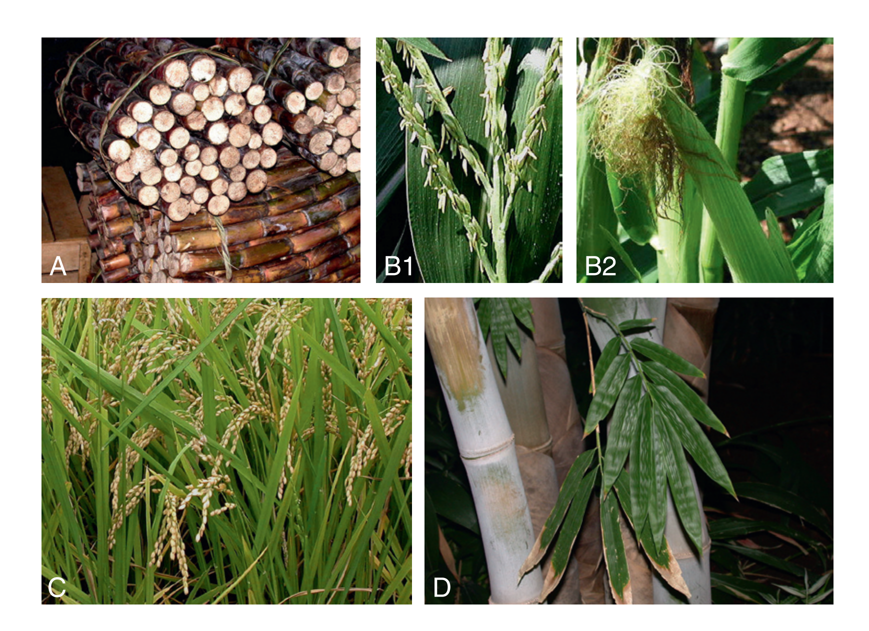


Fig. 10.38.
Poacées importantes.
A : chaumes pleins de Canne à sucre. B1 et B2 : panicule mâle et épi femelle de Maïs. C : Riz mûr. D : Bambou géant : noter les feuilles distiques et rétrécies en faux-pétiole entre le limbe et la gaine.

2. Nous citerons également : les Bambous aux usages multiples (construction, meubles, aliment [jeunes pousses]); le Stipa avec lequel on fait le papier d'alfa…

Enfin les Poacées constituent le fond des gazons, prairies, pâturages, alpages, steppes et savanes herbeuses.

En herborisation, on rencontre les Pâturins (*Poa*), les Bromes mous et stériles, le Dactyle (fréquemment cité dans les pollinoses), le Ray-grass, l'Avoine élevée, l'Orge des Rats, le Roseau…

3. En pharmacie, on utilise couramment les rhizomes de Chiendent pour leurs vertus dépuratives et la poudre des chaumes de Bambous, riche en silice organique et reminéralisante.

Cypéracées

Les *Cypéracées* (4450 espèces) sont la famille des Laîches (genre *Carex*, le plus nombreux en France avec 110 espèces) et des Souchets (genre *Cyperus*, nombreux sous les tropiques, dont le Papyrus d'Egypte). Leur aspect est voisin de ceux des *Poacées* auxquels on les compare généralement (fig. 10.40). Il y a là un phénomène de *convergence* et non une filiation directe entre les deux groupes qui, au sein des Commélinidées, correspondent à deux voies évolutives différentes.

- Les *Cypéracées* ont dans l'ensemble un *port graminoïde*.
- Les fleurs sont groupées en inflorescences qui ont *l'aspect d'épillets* (fig. 10.41); la pollinisation est *anémophile*.
- Ces fleurs sont également *nues ou à périanthe réduit* à des soies ou à des écailles (que l'on peut comparer aux glumellules), ou encore entourées d'un *utricule* (fig. 10.39), petit périanthe en forme d'outre (que l'on peut comparer à une glumelle).
- De même il y a 3E et 3C; *l'ovaire est uniloculaire*; le fruit est sec et indéhiscent : c'est un *akène* et la *graine* qu'il contient possède un albumen riche en amidon.

Mais ces ressemblances sont trompeuses.

En regardant de plus près, on observe que les structures des *Cypéracées* sont proches du type monocotyloïde normal et qu'elles ne possèdent aucune des spécialisations des *Poacées*, telles que le chaume, l'épillet, le caryopse…

En effet :

- les tiges ont la structure classique des Monocotylédones;
- les *feuilles* s'insèrent sur trois génératrices. Il s'ensuit que la tige a une section triangulaire. Ces feuilles ont, de plus, une gaine non fendue et sans ligule;
- les *inflorescences*, improprement appelées «épillets», ont la structure classique d'un épi;
- les écailles, soies, ou utricules de certaines fleurs femelles s'interprètent comme dérivant du périanthe classique à (3+3)T;
- le fruit a la structure classique d'un fruit sec indéhiscent, c'est un akène (fig. 10.39);
- l'embryon est typique des Monocotylédones : petit, sans spécialisation particulière et situé au centre de la graine (embryon intraire).

Nous ajouterons accessoirement :

- que les étamines sont classiques, basifixes;

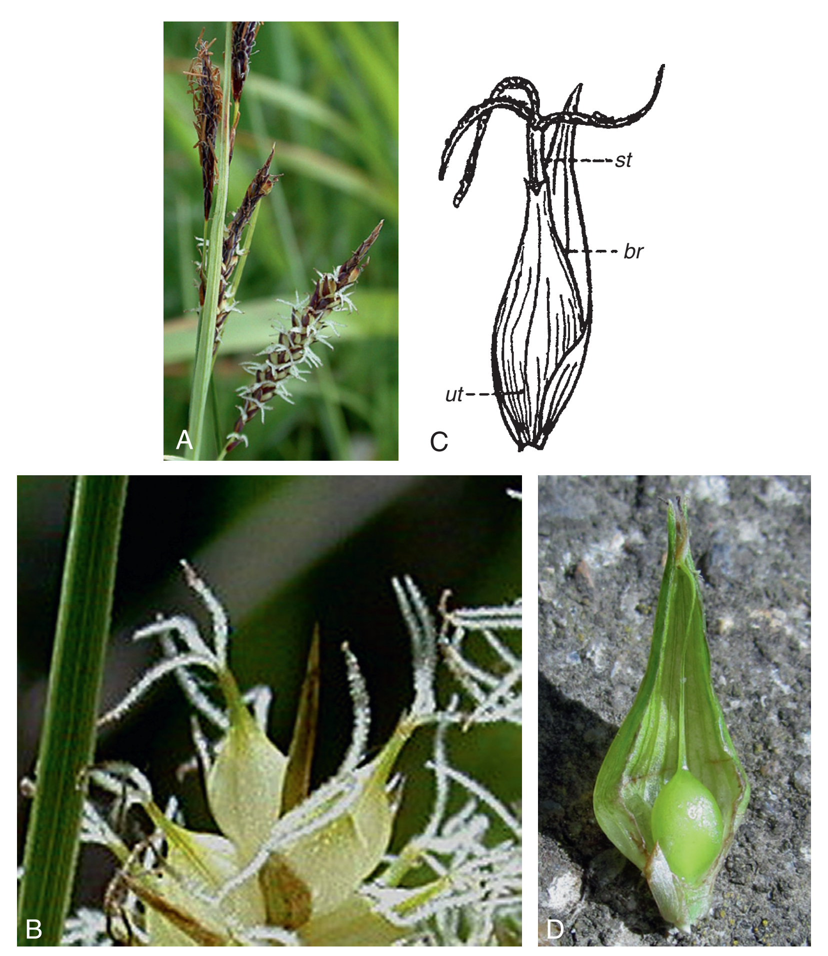


Fig. 10.39.
Laîche (Carex).
A : épis femelles (3 stigmates blancs par fleur) en bas et épis mâles en haut. B : sommet d'un épi femelle. C : fleur femelle avec sa bractée, *br* ; utricule, *ut* (*st*, style surmonté de 3 stigmates). D : coupe longitudinale de l'utricule montrant l'akène en formation.

- les fleurs primitivement hermaphrodites (et par suite souvent les « épillets ») sont devenues unisexuées chez les Laîches, phénomène courant dès lors que le regroupement des fleurs en inflorescences entraîne leur réduction.

Nous avons donc bien une convergence. La morphologie comparée de ces deux familles vient de nous le montrer. Des caractères encore plus fins comme le mode de formation des grains de pollen (successif chez les *Poacées*, simultané chez les *Cypéracées*), (fig. 10.40) ou celui de l'embryon (différent dans les deux cas) le montre également.

Les *Cypéracées* sont des plantes des lieux humides; leurs feuilles, riches en silice, sont coupantes et ne peuvent être consommées par le bétail; leurs fruits, bien qu'amylacés, sont trop petits pour servir de nourriture à l'homme : seuls les oiseaux les consomment.

Ainsi les *Cypéracées* n'ont pratiquement aucun intérêt économique (la Laîche des sables – *Carex arenaria* – sert à fixer les sols sablonneux; la tige du *Cyperus papyrus* servait à fabriquer le papier (d'où le nom) qu'utilisaient, dans l'Antiquité, Égyptiens, Grecs et Romains.

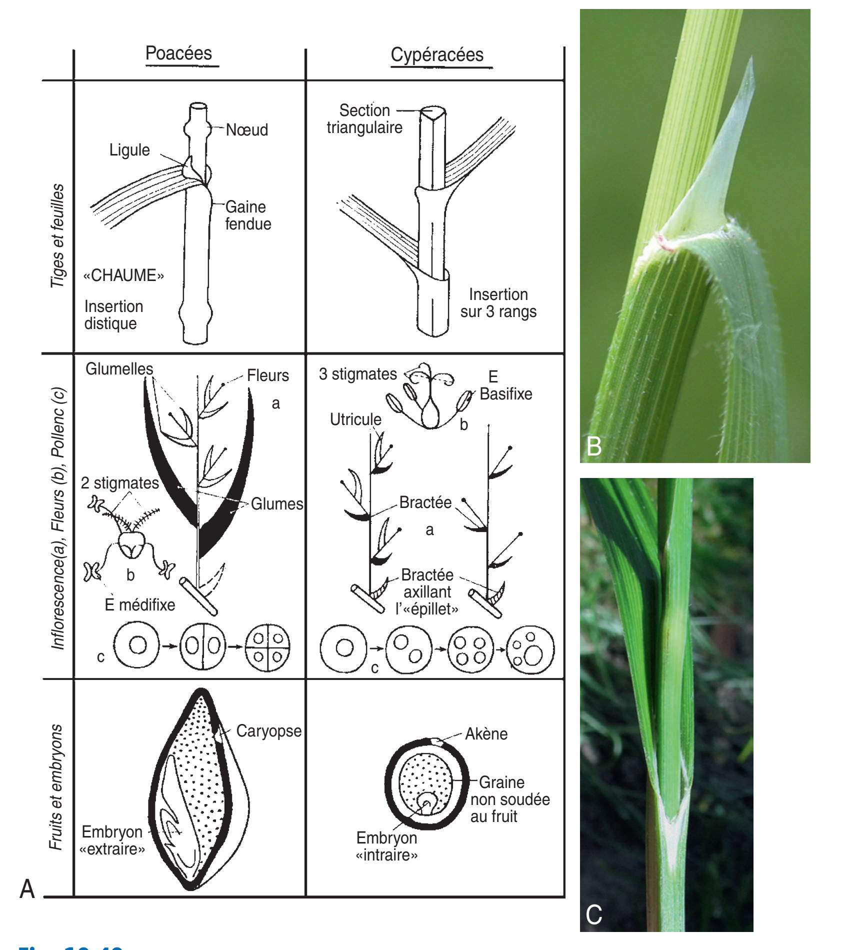


Fig. 10.40.
Les Poacées et les Cypéracées. A : tableau comparatif faisant ressortir les principales différences que l'on peut trouver entre ces deux familles – a, inflorescences; b, fleurs; c, différenciations des grains de pollen : simultanée à gauche et successive à droite. Photos – B : Poacée (Avoine pubescente) avec ligule allongée blanche. C : Cypéracée (Laîche), sans ligule et à gaine soudée.

Les Joncs, fig. 10.41, (*Joncacées*) et les Massettes (*Typhacées*), fig. 10.41, sont proches des Cypéracées ainsi que l'indiquent les caractères embryogéniques.

Les *Broméliacées*, avec 2650 espèces toutes originaires d'Amérique tropicale sont généralement épiphytes mais quelques espèces sont terrestres comme l'Ananas dont la pharmacie propose les tiges dans certains régimes; le fruit est en fait une *infrutescence* : il correspond aux baies de l'épi soudées entre elles, à leur bractée et à l'axe. Les Broméliacées sont appréciées à la fois par leur feuilles décoratives en rosette, leurs fleurs assez petites à (3+3)T sont signalées par des bractées de couleurs vives attirant les pollinisateurs (fig. 10.41).

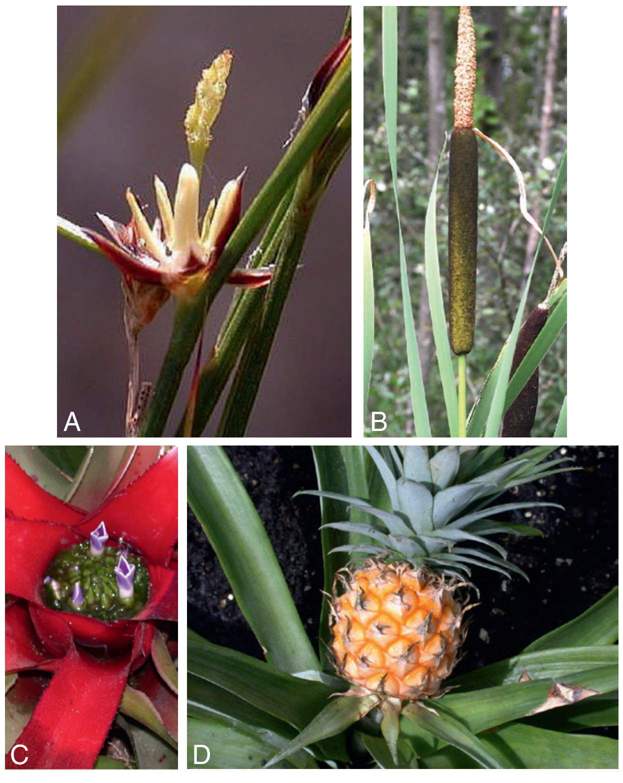


Fig. 10.41.
Poales.
A : fleur hermaphrodite de Jonc trifide (Joncacées) : périanthe écailleux de 3+3T (ici bruns), 6E (ici blanches), 3C (dont les stigmates jaunes sont visibles). B : Massette (Typhacées) : épi de fleurs femelles en bas, mâles en haut. C : *Neoregelia*, Broméliacée épiphyte à feuilles et bractées colorées formant rosette pour stocker l'eau de pluie; noter les fleurs trimères émergeant de l'eau. D : Ananas. Les bractées qui surmontent l'infrutescence sont celles des fleurs supérieures avortées.

COMMÉLINALES

Le tandem Commélinales-Zingibérales forme le clade terminal des Commélinidées et des Monocotylédones ; les deux ordres possèdent des espèces dont des fleurs voyantes sont pollinisées par les insectes ou les oiseaux.

Dans l'ordre des Commélinales, citons (fig. 10.42) :

- les *Commélinacées*, famille tropicale de 600 espèces dont la pollinisation des fleurs dépourvues de nectaires à 3 tépales verts et 3 tépales colorés est assurée par les insectes ; certaines espèces sont cultivées comme plantes d'ornement (*Tradescantia* ou « Misère ») ;
- les *Pontédériacées* (35 espèces), également tropicales (une trentaine d'espèces aquatiques dont l'envahissante Jacinthe d'eau).





Fig. 10.42.
Commélinales.
A : *Tradescantia* : noter les 3 sépales verts sur la fleur du haut et les 3 pétales colorés. B : *Jacinthe d'eau*, plante en rosette flottante dont les pétioles enflés font office de flotteurs.

ZINGIBÉRALES

3800 espèces composent cet ordre limité aux régions tropicales de mousson.

Ce sont des herbes géantes. Les feuilles, de grande taille, ont acquis une nervation élaborée de type parallélinopennée, les courses des faisceaux étant regroupées au niveau d'une pseudonervure centrale (fig. 10.43).

Les fleurs, les plus évoluées des Monocotylédones avec celles des *Orchidacées*, sont *zygomorphes*, à ovaire *infère* pluriloculaire ; voyantes et de grande taille, leur pollinisation est souvent assurée par de petits vertébrés (chauves-souris, oiseaux) ; une ou plusieurs des étamines peuvent être transformées en staminode(s).

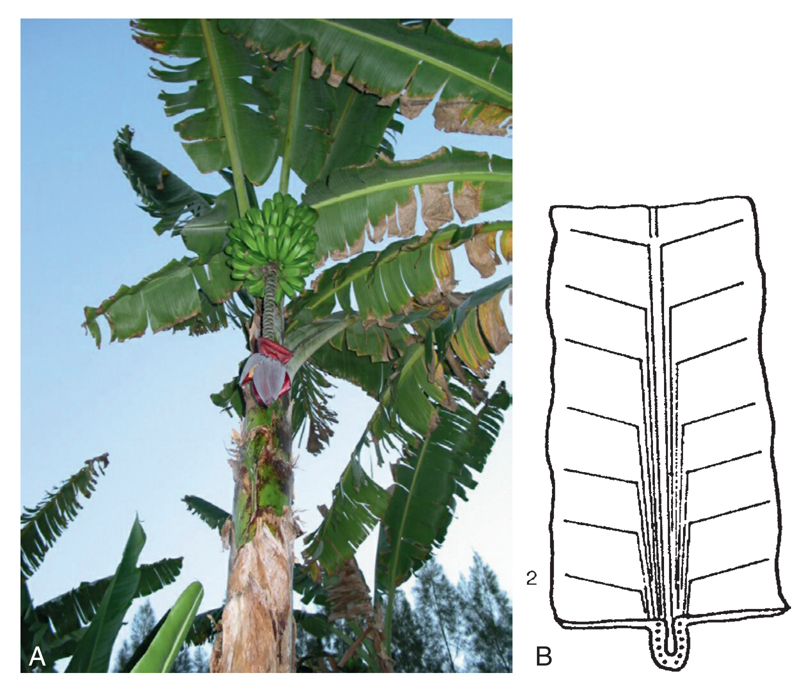


Fig. 10.43.
Bananier, plante herbacée à port arborescent.
L'ensemble des fruits issus d'une inflorescence forme un «régime». À droite détail de la nervation; les sept nervures représentées de chaque côté ont une course parallèle (7 + 7 faisceaux) dans l'épaisseur de la nervure, laquelle devient de plus en plus saillante vers le bas de la feuille.

Les *Musacées* (44 espèces de Bananier, *Musa*, fig. 10.43) sont cultivés dans les régions tropicales. Malgré leur aspect arborescent, ce sont des herbes géantes. Le faux tronc ou stipe n'est qu'un emboîtement de gaines herbacées, à la façon d'un poireau.
Les *Cannacées* (*Canna* ou Balisiers, 8 espèces), les *Strélitziacées* (*Strelitzia* ou Oiseaux de paradis, 6 espèces aux deux tépales internes soudés en forme de flèche mimant un oiseau – appareil d'affichage pour l'ornithogamie) (fig. 10.44) et les éclatants *Heliconia*, fig. 10.44 (*Héliconiacées*, plus de 100 espèces) sont des espèces ornementales souvent plantées dans les parcs et jardins ou utilisées dans les grandes compositions de fleurs tropicales.
Le Gingembre (*Zingibéracées*, 1 275 espèces) est un condiment apprécié des Orientaux ; il entre dans la composition de « l'indian tonic ». D'autres *Zingibéracées* (fig. 10.44), comme le Curcuma, servent à composer des currys.
Les *Marantacées* (*Maranta* et genres voisins, 630 espèces tropicales, fig. 10.44) sont de remarquables plantes d'appartement par leurs grandes feuilles « peintes » de taches décoratives.

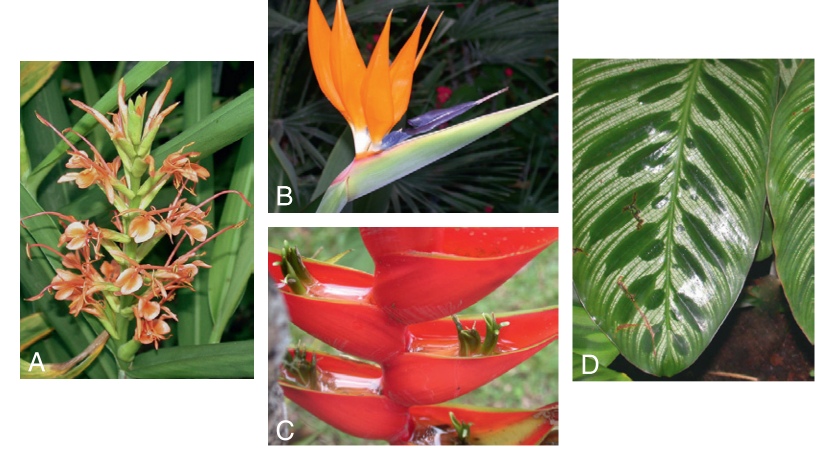


Fig. 10.44.
Zingibérales.
A : inflorescence de Zingibéracée (*Hedychium*). B : inflorescence de Strélitziacée (Oiseau de paradis). C : portion d'inflorescence d'*Heliconia* : les fleurs vertes émergent de chaque bractée rouge. D : feuille « peinte » de Marantacée (Calathea).

11 Triporées

Caractères généraux des Triporées

Les Triporées ou Eudicots forment l'ensemble le plus vaste des Angiospermes avec 195 000 espèces en 302 familles et 38 ordres. Ce sont les plantes à fleurs pourvues de 2 cotylédons et d'un pollen à 3 apertures.

Appareil végétatif

Extrêmement varié, il présente tous les types possibles de l'arbre à l'herbe en passant par les formes lianescentes, succulentes, xérophytes…

Leur bois est plus évolué que celui des Angiospermes monoporées : si quelques ponctuations de type archaïque se rencontrent ici et là, les vaisseaux sont désormais parfaits.

Les feuilles sont généralement pourvues de deux excroissances latérales situées à la base du pétiole : *les stipules*.

Le *limbe*, bien développé, présente une nervation pennée (comme chez les protoangiospermes) ou palmée : il peut se subdiviser en *folioles* : la feuille simple devient alors *composée* (fig. 11.1).

Les espèces herbacées et en particulier les annuelles se répandent dans tous les groupes de Triporées : leur cycle végétatif court (*cf.* p. 61) en augmentant la fréquence des générations favorise l'individualisation de nouvelles combinaisons génétiques.

La soumission à des conditions hostiles, notamment dans les régions tempérées et froides favorise l'apparition de dispositifs adaptatifs évolués : ainsi, l'essentiel des forêts caducifoliées appartiennent à des familles de Triporées.

Appareil reproducteur

Les fleurs des Triporées, étonnamment diverses, se caractérisent par :

- **l'apparition de sépales**, pièces périanthaires généralement vertes à rôle protecteur. Leur initiation et leur différenciation dépendent des gènes de la fonction A du modèle ABC (fig. 9.4).
  Les tépales supérieurs, très généralement vivement colorés, prennent alors le nom de ***pétales***; ils ont un rôle d'affichage vis-à-vis des insectes.
  Désormais, étamines et carpelles sont entourés par deux enveloppes périanthaires, le *calice*, ensemble des sépales et la *corolle*, ensemble des pétales (fig. 9.2).
  S'il y a soudure des pièces périantaires, celle-ci se fait soit entre sépales, soit entre pétales.
  Dans le cas de pétales indépendants la fleur est dite *dialypétale*; dans celui de pétales soudés entre eux *gamopétale* ou *sympétale*.
- **la pentamérisation** : le mécanisme de la pentamérisation par fusion de 2 cycles trimères en une courte hélice dont les pièces ont une préfloraison quinconciale est étudié chez les *Polygonacées* (fig. 11.61).

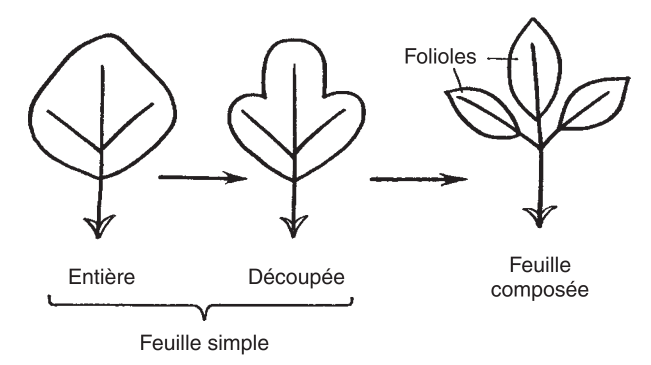


Fig. 11.1.
Feuille simple (entière ou découpée) et feuille composée.
Le limbe peut être plus ou moins découpé ; à la limite, les découpures intéressent les nervures secondaires : la feuille, découpée en plusieurs lames ou folioles, devient composée.

La trimérie de certains verticilles s'observe chez des espèces encore peu évoluées : Sarrasin (fig. 11.59), Millepertuis (fig. 11.22)…

La coexistence de cycles trimères et pentamères au niveau de la corolle est le témoin du mécanisme de la pentamérisation : pièces florales suivant la série de Fibonacci chez les *Renonculacées* (p. 140), présence de 8 pétales chez la Dryade (*Dryas octopetala*)…

La tétramérie, observée ici et là, correspond à une réduction du type 5 (par soudure, avortement…).

La fleur se stabilise le plus souvent à 5 cycles (fig. 11.2.A, en haut) :

$$5S, 5P, (5+5)E, 5C$$

Chez les plus évoluées, on ne trouve plus que 4 cycles, par disparition d'un des verticilles d'étamines (fig. 11.2.A, à droite).

Pertinence des caractères morphologiques

Les Triporées forment l'ensemble le plus diversifié des Angiospermes. C'est on s'en doute, le plus difficile à décrire. Certaines familles sont entièrement herbacées (*Caryophyllacées*, *Primulacées*), cependant, d'autres familles sont uniquement ligneuses (*Bétulacées*, *Fagacées*) enfin plusieurs sont mixtes (*Rosacées*, *Fabacées*, etc.).

La systématique moléculaire montre que des caractères partagés en commun et utilisés pour réunir les espèces d'un ensemble ne sont souvent que des convergences (= *homoplasie* ou analogie). De même que l'appareil végétatif reflète plus l'adaptation au milieu que le génome (présence de la succulence chez des familles aussi éloignées que les *Crassulacées*, les *Euphorbiacées*, les *Apocynacées*, les *Astéracées*), l'appareil reproducteur apparaît également des plus malléables : par exemple la multiplication des étamines par *méristémonie*

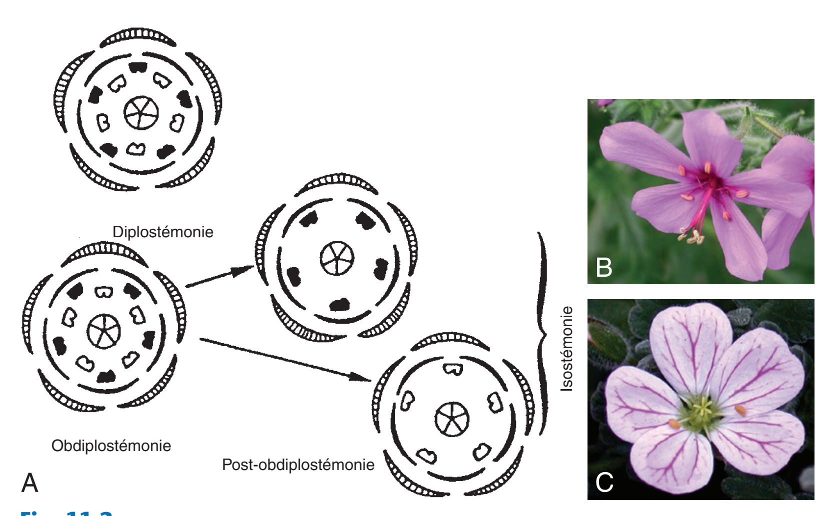


Fig. 11.2.
De l'obdiplostémonie à la post-obdiplostémonie.
A : schéma. Les raisons de l'obdiplostémonie ne sont pas parfaitement comprises. On remarquera que certaines fleurs primitives possèdent des verticilles supplémentaires de pétales. Par exemple des plantes tropicales comme le Sapotillier (*Sapotacées*) ont un verticille de pétalules entre pétales et étamines : l'avortement des pétalules conduit à l'obdiplostémonie. Cette dernière s'observe dans des clades présentant la survivance de caractères primitifs : Caryophyllales, Saxifragales, Géraniales, Malpighiales, Éricales ; on la trouve encore chez les Sapindales. Photos de Géraniacées – B : *Géranium de Madère*, obdiplostémone (étamines inférieures épipétales). C : *Erodium de Corse :* noter les 5 étamines alternipétales, par la disparition des étamines inférieures épipétales : il y a post-obdiplostémonie.

(*cf.* p. 146), correspond beaucoup plus à une adaptation aux conditions de pollinisation qu'à un caractère fixé. Là encore, il y a opposition entre un modèle génétique unique, le modèle ABC (fig. 9.4) et la grande variation observée dans l'organisation florale.

L'ovaire infère traduit un progrès (fig. 9.16) dans la protection des organes sexuels, mais ce caractère a été *plusieurs fois réinventé* au cours de l'évolution et n'est pas hérité d'un ancêtre commun. C'est également le cas de la structure « ouverte » des carpelles (fig. 9.6) ou encore de la sympétalie.

De même, la présence *d'une seule enveloppe périanthaire* a une valeur différente suivant les groupes : l'*asépalie* (ou absence de calice) est *originelle* chez certaines prototriporées à tépales, comme elle l'était chez les protoangiospermes, les Monocotylédones et les Magnoliidées ; l'*apétalie* (ou absence de corolle) est *secondaire* chez les espèces moyennes et évoluées : elle résulte de la condensation des fleurs, dont la structure doit être simplifiée en inflorescences attractives, ou encore du retour à une pollinisation anémophile qui enlève tout intérêt sélectif aux pétales…

La fleur cyclique *type* (fig. 11.2.A, en haut) correspond à une fleur *pentacyclique* (à 5 verticilles) possédant *2 verticilles* d'étamines alternant *entre elles et avec les pétales* (*diplostémonie*, du grec *diploos*, deux et *stamen*, étamine).

Toutefois chez de nombreuses espèces on observe une superposition du verticille externe des étamines avec celui des pétales : c'est *l'obdiplostémonie* (du grec *ob*, devant) : fig. 11.2.A en bas. Cet état, assez instable, peut subir une perte de l'un des verticilles staminaux, on passe à l'isostémonie (avec un cycle d'étamines toujours superposé) ou à la post-obdiplostémonie, laquelle rétablit l'alternance des verticilles. Cette *post-obdiplostémonie* sera la règle chez les Astéridées.

La présence d'un gène commun lors de la différenciation des pétales et des étamines dans le modèle ABC explique par ailleurs les relations fréquentes observées entre ces deux organes. On notera par exemple chez certaines espèces comme les Pivoines ou les Roses horticoles la transformation des étamines les plus externes en pétales.

Classification

Nous venons de voir combien les caractères morphologiques peuvent prêter à discussion. La systématique moléculaire apparaît une nouvelle approche, mais là aussi les convergences ne sont pas exclues. Les caractères chimiotaxinomiques seront également utilisés. Dans leur lutte contre leurs ennemis on notera que les plantes ont essayé successivement toute une gamme de substances toxiques ou désagréables de plus en plus sophistiquées (phagodéterrants, inappétants, *repellents* des Anglo-saxons).

On peut subdiviser les Triporées en 3 ensembles (un grade et deux clades) (fig. 11.3) :

- les prototriporées chez lesquelles la fleur est encore fréquemment à tépales ;
- les Triporées centrales, souvent dialypétales comprenant les prérosidées et les Rosidées ;
- les Triporées évoluées, devenant gamopétales comprenant les préastéridées et les Astéridées.

Grade des prototriporées

Ce taxon, d'environ 5400 espèces, réunit des espèces encore proches du stock ancestral angiospermien comme l'attestent les fleurs parfois *trimères* et à *carpelles indépendants* ; on assiste toutefois au passage des fleurs à tépales dont les pièces sont disposées *en hélice* aux fleurs cyclisées à périanthe différencié en calice et corolle et à carpelles soudés entre eux. Nous étudierons notamment l'évolution de la fleur chez les *Renonculacées*, les *Papavéracées*…

Les prototriporées forment un ensemble hétérogène, paraphylétique, composé de 7 ordres dont nous présenterons successivement les Cératophyllales, Renonculales, Protéales, Buxales, Trochodendrales et Gunnérales. Le cladogramme des Triporées (fig. 11.3) montre l'ancienneté des Renonculales et des Protéales par rapport aux autres ordres plus proches des Triporées moyennes. L'ordre des Cératophyllales est le groupe-frère de toutes les Triporées.

CÉRATOPHYLLALES

Cet ordre-famille (*Cératophyllacées*), se limite à 2 espèces de Cornifles (*Ceratophyllum*), plantes immergées de nos régions. Cette famille, naguère

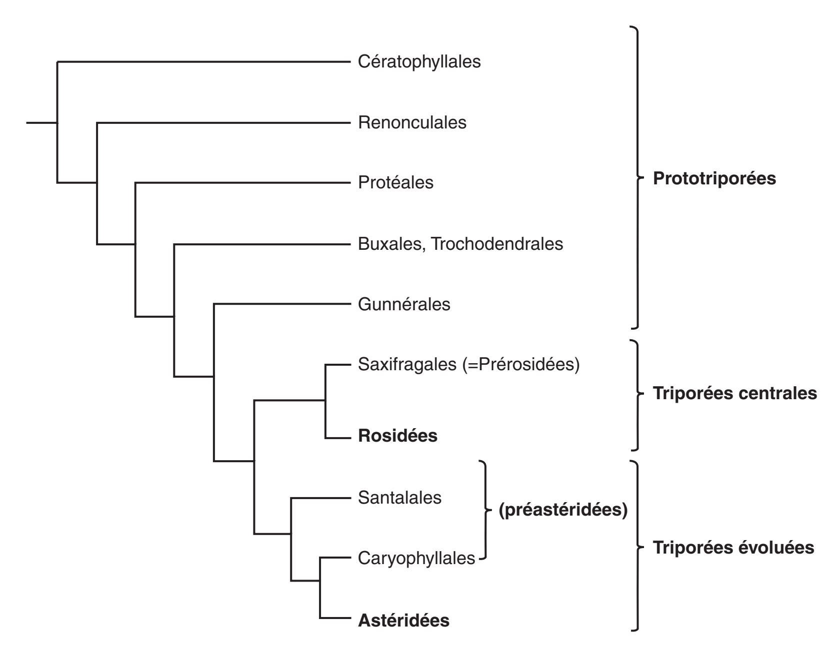


Fig. 11.3.
Cladogramme des triporées. (d'après l'APG3, simplifié).

(APG2) rapprochée des Monocotylédones, se situe maintenant à la base des Triporées. C'est le groupe-frère de toutes les autres Triporées.

RENONCULALES

Les Renonculales (plus de 4100 espèces, dont les *Renonculacées* et les *Papavéracées*) sont *des plantes herbacées des régions tempérées*. Dans la nature, la défense des plantes contre les herbivores est assurée par des *alcaloïdes* de type isoquinoléine (ex. : la papavérine, la morphine…).

Renonculacées

Généralités

La famille des Renonculacées[78] renferme environ 2100 espèces dont la majorité sont des vivaces des régions tempérées et froides de l'hémisphère Nord (la Renoncule des glaciers atteint 4000 mètres en Europe).

Plusieurs espèces attirent l'attention par leur floraison printanière, au moment où les autres fleurs manquent. Qui ne connaît les Anémones des bois, les Renoncules (fig. 11.4) ou Boutons d'or, la Ficaire ?

78. Du genre *Ranunculus* : *Renoncule*, qui vient du latin *rana* (grenouille) ce qui évoque l'habitat aquatique de nombreuses espèces.

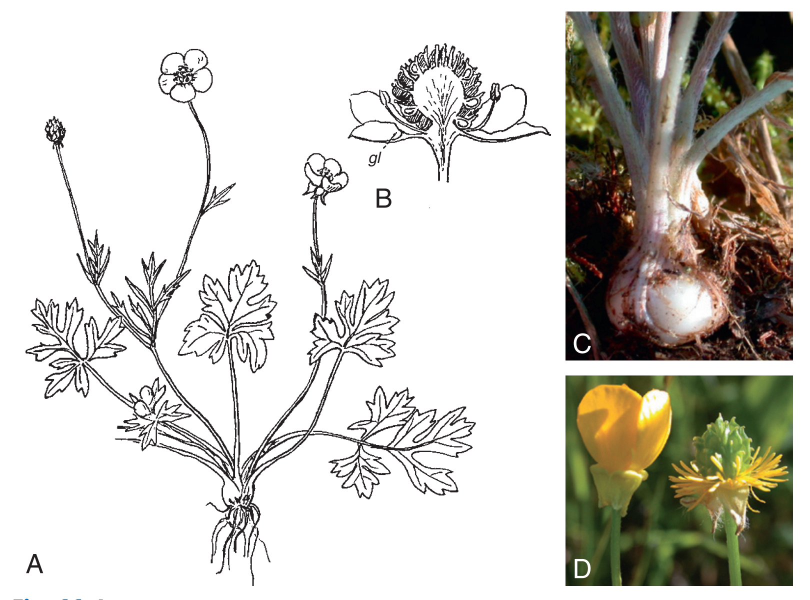


Fig. 11.4.
Renoncule bulbeuse.
A : port de la plante. B : fleur ; *gl*, pétale portant à sa base une glande nectarifère. C : base renflée en bulbe (gaines foliaires). D : fleur épanouie et passée, montrant les carpelles se transformant en akènes.

C'est le type de la famille par enchaînement : les espèces à structure primitive diffèrent fortement des espèces de type évolué, *mais sont reliées entre elles par de nombreux intermédiaires*. Aussi, les *Renonculacées* forment un groupe bien « enchaîné » assez facile à délimiter mais qui, inversement, ne présente que peu de caractères communs à tous les genres. Le seul véritablement commun – embryon de petite taille entouré d'un albumen charnu – fait justement partie de ces caractères qui, dans cet abrégé, sont généralement omis.

Appareil végétatif

Exceptée la Clématite (fig. 11.8), encore appelée Herbe aux gueux, qui est une plante grimpante et ligneuse, à feuilles opposées, les *Renonculacées* sont presque toujours des *herbes à feuilles isolées* dont le limbe est souvent très découpé[79] et qui s'insèrent sur la tige par une *gaine* élargie.

Ce dernier caractère est rare chez les Triporées. Ceci, ajouté à une trimérie fréquente de la fleur, à des formations secondaires discrètes ou nulles, à un habitat humide… rappelle les Monocotylédones, mais n'est qu'une convergence.

79. Ce caractère est très accentué chez les aspèces aquatiques.

Appareil reproducteur

La fleur

C'est surtout au niveau de la fleur que les *Renonculacées* peuvent être qualifiées de *famille par enchaînement* (fig. 11.5) :

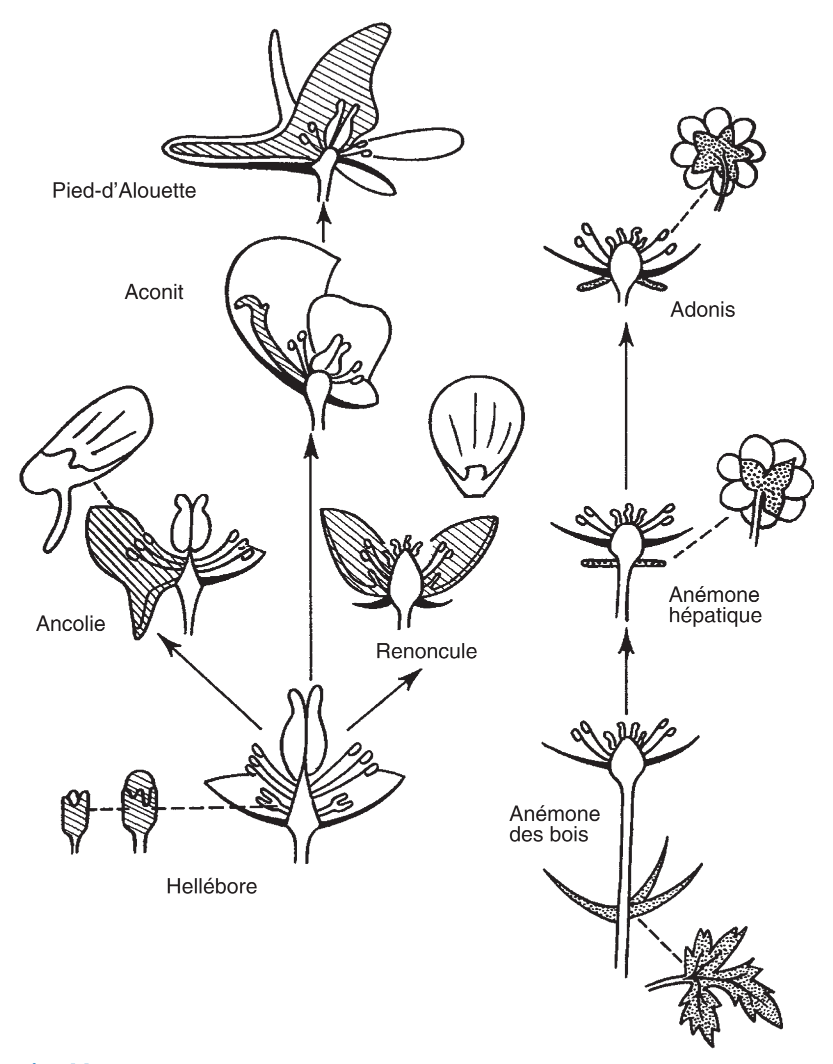


Fig. 11.5.
La fleur chez les Renonculacées.
À droite, mécanisme de la sépalisation des feuilles chez les Anémones et les Adonis; à gauche, fleurs à pétales nectarifères.

1. ***La fleur primitive*** des *Renonculacées* peut être décrite ainsi : sur un réceptacle bombé[80], les pièces florales s'insèrent en hélice, d'abord les tépales, puis de nombreuses étamines[81] et de nombreux carpelles.
   C'est une fleur à tépales comme chez les Magnoliidées (voir p. 84).
   On peut prendre comme exemple la fleur de certaines Anémones (fig. 11.5 et 11.6) dont les tépales pétaloïdes de couleur vive (blanche, rouge, bleue…) et en nombre variable – de 4 à 10 suivant les espèces (mais se stabilisant généralement autour de 6) – sont suivis de très nombreuses étamines et de nombreux carpelles.
2. Dans un second temps, ***la fleur va, tout à la fois, se cycliser et acquérir une seconde enveloppe*** :

- premièrement, se cycliser :
  - *la fleur devient en partie cyclique*, c'est-à-dire que l'évolution tend à fragmenter l'hélice en cercles généralement en commençant par les pièces les plus

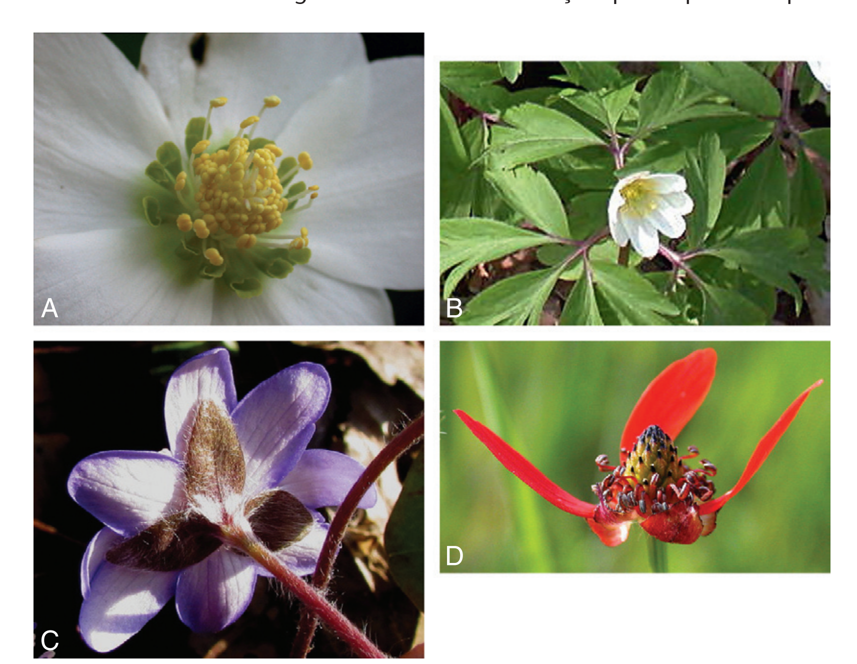


Fig. 11.6.
Différents exemples d'évolution florale chez les Renonculacées.
A : Hellébore Rose de Noël à pétales verts nectarifères, en forme de cornet et sépales blancs; B, C, D : mécanisme de la sépalisation chez les Anémones et les Adonis; Anémone des bois et ses 3 feuilles (B), devenant 3 sépales chez l'Anémone hépatique (corolle bleue, C) puis 5 sépales chez l'Adonis flamme, sous les 3 pétales rouges (D).

80. Le genre *Myosurus* (du grec *mys*, rat et *oura*, queue) doit son nom à son réceptacle très allongé en forme de queue.
81. L'androcée est dit polystémone (voir la définition précise p. 146).

externes : *ainsi le nombre de tépales se stabilise* et seuls les étamines et les carpelles restent en nombre indéterminé,
- la cyclisation se fait d'abord sur une base trimère (par exemple chez l'Anémone des bois) mais rapidement entre deux cycles trimères une concrescence réalise une pentamérisation (ex., Renoncule) ; cette pentamérisation conduit à une disposition quinconciale des pièces[82]. Son mécanisme sera précisé lors de l'étude des Polygonacées (voir p. 206),
- chez les espèces très évoluées, comme l'Ancolie, toutes les pièces sont cyclisées, étamines et carpelles compris ;

■ ***deuxièmement, acquérir une seconde enveloppe florale*** (fig. 11.5 et 11.6) par *sépalisation* des feuilles situées sous la fleur, lesquelles, se simplifiant et se réunissant, forment un *calice*.
Cette mise en place s'observe chez les Anémones et les Adonis :
- chez *l'Anémone des bois*, le pédicelle floral porte trois feuilles simplifiées situées à un même niveau mais encore assez éloignées de la fleur ;
- chez *l'Anémone hépatique*, ces trois feuilles sont disposées tout contre les tépales, étamines et carpelles, avec lesquels elles forment une spire continue mais, en raison de leur aspect encore foliaire, on ne parle pas de sépales ;
- on le fait chez les *Adonis*, où ces pièces sont réduites à un limbe élargi : les tépales pétaloïdes (de couleur rouge vif) primitifs *sont alors appelés* pétales et la formule florale s'écrit :

$$5S, 6-8P, \infty E, \infty C$$

Chez les Hellébores, Ficaire, Renoncules, Ancolies…, la *sépalisation est acquise*. Les pétales de ces espèces présentent, en outre, des nectaires, organes à l'origine d'une sécrétion sucrée, le nectar, dont abeilles et bourdons notamment sont friands :
- *l'Hellébore fétide* comprend 5S verts bordés de rouge (blancs chez l'espèce dite Rose de Noël) (fig. 11.6), 10 à 15P (13 le plus souvent, voir note de bas de page) réduits aux *nectaires* en forme de cornet, puis ∞E et ∞C :

$$5S, 10-15P, \infty E, \infty C$$

- la *Ficaire* présente 3S verts, 3 à 8P à limbe jaune bien développé pourvus à leur base d'un nectaire en forme de fossette, puis ∞E et ∞C ; chez les Renoncules (fig. 11.4 et 11.5), espèces plus évoluées, on retrouve les P nectarifères jaune d'or mais, ici, le périanthe est pentamérisé :

$$5S, 5P, \infty E, \infty C$$

- chez *l'Ancolie*, entièrement cyclisée et pentamérisée, les 5S sont bleus, comme les 5P en forme de cornet évasé ; chacun de ces derniers est prolongé par un important éperon nectarifère ; les 50E sont situées sur 10 cycles pentamères et les 5C sur un cycle :

$$5S, 5P, 10 \times 5E, 5C$$

82. L'alternance de cycles trimère et pentamère conduit aux séries de Fibonacci. Par exemple : 5*S*, 8 (= 5 + 3)*P*, 13 (= 8 + 5)*E*…

- chez *la Nigelle de Damas* (fig. 11.9), les 5 sépales internes, bleus, sont entourés par 5 pièces qui ont conservé un aspect foliaire; ces dernières persistent sur le fruit. Les 5 à 8P sont en forme de cornet prolongé par deux lèvres dont l'extérieure divisée en deux. Les 5C, cyclisés, se soudent latéralement, amorçant un ovaire syncarpé.

3. Dans un ***troisième temps***, la fleur de certaines des espèces à pétales nectarifères peut devenir zygomorphe :

- ainsi la *fleur d'Aconit* (fig. 11.5 et 11.7) comprend : 5S pétaloïdes et zygomorphes (l'un en forme de casque[83]; 2 latéraux, recouvrant les 2 antérieurs); 8 pétales (2 réduits à des nectaires longuement pédicellés, 6 autres à peine visibles, réduits à des languettes courtes); de nombreuses étamines disposées en spirale; un à 3 carpelles;
- chez le *Pied d'Alouette*, la structure est fondamentalement identique quoique un peu plus complexe; le sépale supérieur est en forme d'éperon (au lieu d'être en casque) : les deux pétales nectarifères développés sont bien visibles : bleus et munis chacun d'un éperon s'engageant dans celui des sépales.

Dans tous les cas, nous avons des fleurs très nettement attractives. Les insectes sont attirés, soit par la couleur vive des sépales et des étamines soit par le groupement des fleurs en vaste inflorescence, ou bien encore par la présence d'un appareil nectarifère.



Fig. 11.7.
Aconit.
A : inflorescence. B : coupe longitudinale de la fleur (comparer au schéma de la figure 11.5); *gl*, glande nectarifère présentant un début de pétalisation; ***s***, sépale.

83. L'Aconit napel est aussi appelé Casque de Jupiter.

Le fruit

Le fruit[84] résulte de la transformation de carpelles pluriovulés et insérés en grand nombre sur une hélice.

Tout d'abord, il convient de remarquer qu'il y a peu de place au sommet du réceptacle floral : cette place suffit quand les carpelles sont jeunes : mais une fois fécondés, ces derniers s'accroissent beaucoup en volume à la fructification : beaucoup de fruits polyspermes ne peuvent coexister.

Dans la nature ce problème d'encombrement s'est résolu de deux façons :

- dans chaque carpelle, les ovules avortent sauf un : *le fruit est composé d'akènes* de petite taille (ex. : Anémone, Clématite, fig. 11.8). Parfois d'ailleurs, l'évolution fait l'économie de ces avortements en ne développant au départ qu'un seul ovule (ex. : Renoncules) ;
- une autre solution est de diminuer le nombre des carpelles au centre de la fleur : on en compte alors de 3 à 5 et ceux-ci, au lieu de continuer l'hélice des étamines comme dans le cas où ils sont nombreux, se disposent sur un cercle[85]. Dès lors, l'encombrement étant moindre, tous les ovules peuvent devenir fertiles. Les quelques fruits secs, pluriséminés qui en résultent sont alors déhiscents par leur ligne de suture (ventrale)[86] : ce sont des *follicules* (ex. : Aconit, Ancolie).

La première solution se rencontre chez des *Renonculacées* à fleurs apétales et chez les Renoncules.





Fig. 11.8.
Clématite, fragment d'un rameau florifère et akènes plumeux (en encadré).
Noter deux caractères exceptionnels chez les *Renonculacées* : les feuilles opposées et le périanthe de type 4.

---

84. Dans une fleur pluricarpellée où les carpelles sont indépendants, chacun d'eux donne un fruit au sens strict, *l'ensemble des fruits* provenant d'une même fleur forment *un* « fruit ». Pour éviter l'ambiguité, dans le cas où les fruits élémentaires sont des akènes, on lui donne souvent le nom de *polyakène*.
85. Exceptionnellement (Nigelle de Damas), les carpelles peuvent même se souder par leurs parois latérales (voir p. précédente).
86. Cette ouverture ventrale est primitive : elle réalise la dessoudure de la feuille carpellaire repliée sur elle-même.

La seconde correspond à l'Hellébore, à l'Ancolie et aux espèces à fleurs zygomorphes : Aconit, Pied d'Alouette…

Principales espèces
Nous rencontrerons surtout en herborisation les Renoncules dont nous apprendrons à reconnaître plusieurs espèces (Renoncule âcre, Renoncule rampante…) et la Clématite des haies.

On cultive fréquemment dans les jardins : l'Ancolie, le Pied d'Alouette, l'Aconit, l'Anémone, l'Adonis, la Rose de Noël.

L'Aconit napel qui pousse dans les bois et les prés humides des montagnes est, par ses alcaloïdes (aconitine), la plante la plus toxique de la flore de France; on utilise sa teinture contre les névralgies faciales; l'Adonis est employé comme cardiotonique. l'Anémone, comme sédatif utérin.

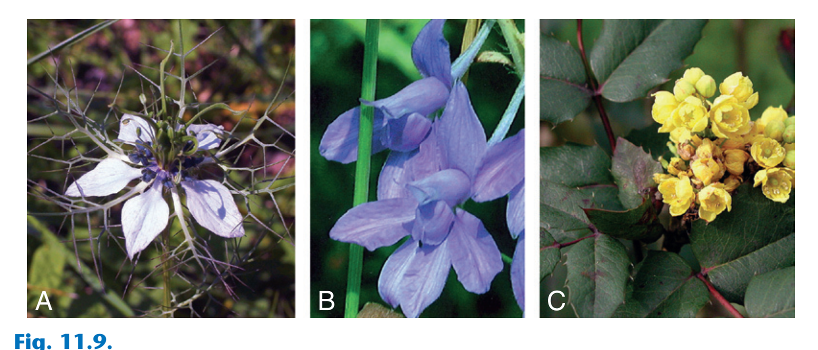


Fig. 11.9.
Renonculales.
A : Nigelle de Damas. B : Pied d'alouette des champs. C : Mahonia à feuilles de houx.

Les *Berbéridacées* (715 espèces) comprennent des herbes souvent à rhizome (Podophylle et Hydrastis de l'Amérique du Nord) et des arbrisseaux (Berbéris et Mahonia) (fig. 11.9). L'Épine-vinette (*Berberis vulgaris*) est l'un des hôtes de la Rouille du blé. Les dérivés des épipodophyllines, principes actifs des Podophylles, sont utilisés comme antitumoraux.
Les *Ménispermacées* (450 espèces) sont des plantes tropicales généralement lianescentes. Les *Chondrodendrons* fournissent des curares : la Coque du Levant contient un principe amer, la picrotoxine, antidote des barbituriques.

Papavéracées

Généralités
Cette famille comprend 820 espèces réparties dans l'hémisphère Nord tempéré : à la suite de l'écartement géologique de l'Europe et de l'Amérique, les genres ont évolué séparément et les Papavéracées européennes sont assez différentes d'aspect des Papavéracées américaines.

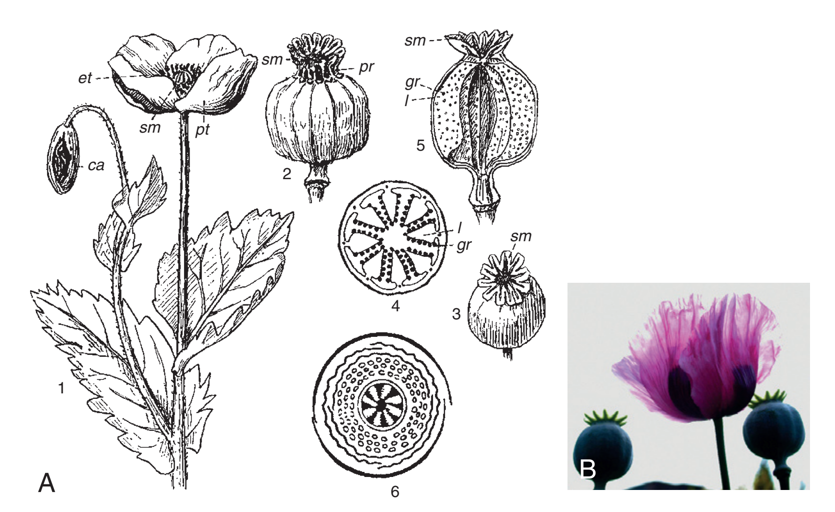


Fig. 11.10.
Pavot somnifère.
A : schéma. 1 : tige fleurie *ca*, calice ; *pt*, pétales ; *et*, étamines ; 2, capsule de la variété à œillette ; on voit le plateau stigmatique, *sm* et les pores de déhiscence, *pr* ; 3, capsule aveugle de la variété à opium montrant le plateau stigmatique ; 4, coupe transversale de la capsule mettant en évidence les lames placentaires et les graines, *gr* ; 5, coupe longitudinale de la capsule ; 6, diagramme floral. B : fleur et capsules.

C'est la famille des Pavots (fig. 11.10), des Coquelicots et des Fumeterres.

Pour le pharmacien, cette famille est particulièrement importante : les alcaloïdes retirés du suc, ou *opium*, du Pavot blanc sont des stupéfiants.

Les Papavéracées ont, de plus l'intérêt de montrer comment, au début de l'évolution, un ovaire syncarpé uniloculaire résulte de la soudure de carpelles encore pratiquement « fermés » sur eux-mêmes (fig. 11.11).

Appareil végétatif

Les Papavéracées sont des *herbes* à feuilles isolées, sans stipules, souvent très découpées et d'aspect glauque (car recouvertes de cire). Les Papavéracées sont toujours pourvues d'un *appareil sécréteur à latex* (= émulsion complexe à base de polyterpènes) souvent riche en alcaloïdes (morphine du Pavot…). Lorsque l'on casse la plante, le latex, contenu dans des cellules spéciales, les laticifères, peut s'écouler : il est orangé dans le cas de la Chélidoine, blanc chez le Pavot, incolore chez les Coquelicots, rouge chez la Sanguinaire.

Appareil reproducteur

La fleur

La fleur, isolée ou en cyme, est *entièrement et typiquement dimère* (trimère chez un genre primitif américain, le *Platystemon*) :

$$2S, (2+2)P, (n+n)E, nC$$

Cette coexistence de types 3 et 2, au sein d'une même famille, montre que le type 2 est une variante du type 3 encore visible chez *Platystemon* avec (3+3)P.

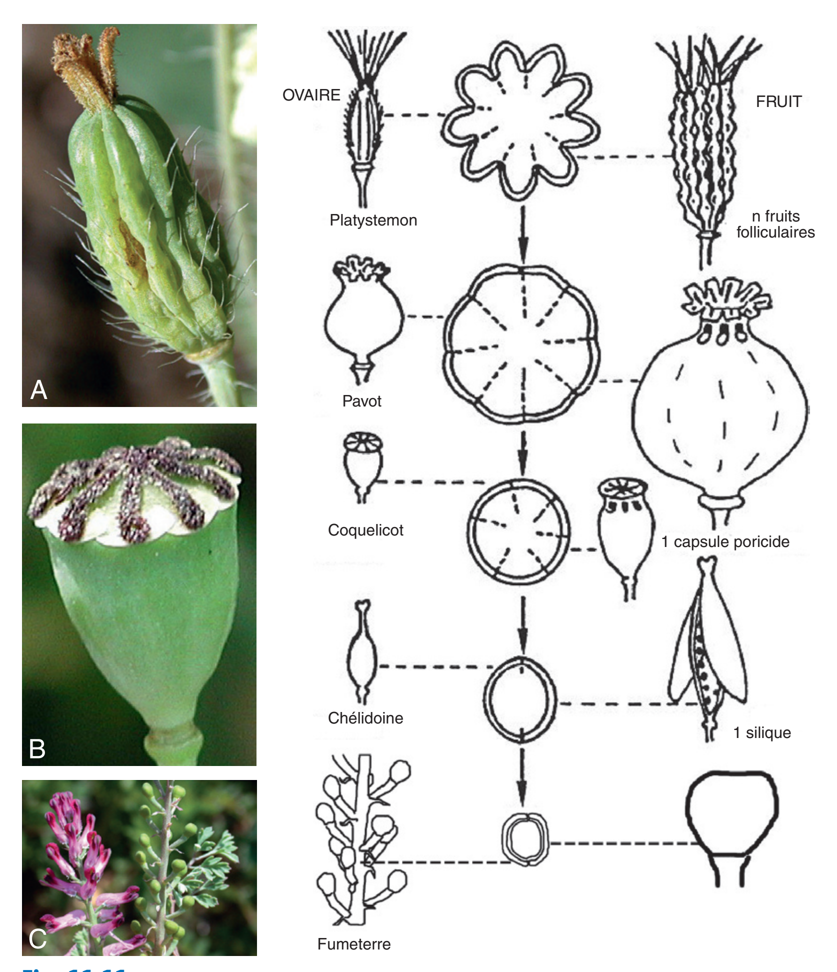


Fig. 11.11.
Formation de l'ovaire des Papavéracées.
Chez *Platystemon* (A), espèce californienne, un sillon profond délimite les nombreux carpelles encore presque «fermés» sur eux-mêmes et à peine soudés par leurs bords dans l'ovaire jeune; à maturité, ils redeviennent libres, formant autant de fruits (folliculaires) indépendants. Chez le Pavot, les sillons sont à peine marqués. Chez le Coquelicot (B), ils ne sont plus visibles. Chez la Chélidoine et la Fumeterre (C) il n'y a plus que deux carpelles; chez cette dernière, le fruit, monosperme et indéhiscent, devient une akène et la monospermie du fruit est compensée par la multiflorie de l'inflorescence. En pointillé, les placentas plus ou moins développés selon les cas.

- La dimérie permet la zygomorphie de la fleur, peu apparente chez les Pavots mais très marquée chez les Fumeterres.
- La fleur a acquis des *sépales*, mais ceux-ci sont *caducs* : ils tombent au moment où s'ouvre le bouton floral.

- *Les pétales sont plissés et comme chiffonnés* avant l'épanouissement de la fleur. Chez le Bocconia, genre arbustif américain, la fleur est apétale.
- *Les étamines* primitivement très nombreuses, diminuent en nombre chez les espèces les plus évoluées : ainsi il y a moins d'étamines dans une fleur de Chélidoine que dans une fleur de Pavot; chez les Fumeterres, les fleurs (fig. 11.11) sont petites (et nombreuses), ce qui entraîne une réduction de l'androcée à deux étamines trifurquées.
  Leur structure est d'ailleurs différente de celle des Renonculales :
  - les nombreuses étamines des Renonculacées correspondent aux pièces staminales disposées en nombre élevé et indéterminé sur une hélice;
  - ici, les nombreuses étamines résultent de la subdivision (par *n* dédoublements) de pièces staminales situées en nombre fixe et restreint sur deux verticilles.

Dans le premier cas, on dit que l'on a un androcée *polystémone* (de *polus*, nombreux et *stamen*, étamine) et l'on écrit : ∞E.

Dans le second cas, on a un androcée *méristémonie* (du grec *merus*, action de diviser) et l'on écrit : *nE*.

- Les carpelles (fig. 11.11), nombreux à l'origine, sont *réduits à deux* chez les espèces les plus évoluées. Les ovules, portés par des placentas plus ou moins hypertrophiés, sont situés sur les bords des feuilles carpellaires : la placentation est dite pariétale. Les styles, *libres à l'origine*, peuvent se souder : c'est le cas du Coquelicot où les styles et leurs stigmates forment un plateau stigmatique.

Chez le Pavot (8 à 10 carpelles), les placentas importants portent de très nombreux ovules[87]; chez la Chélidoine (*cf.* fig. 11.56, gauche) où il n'y a plus que deux carpelles, les placentas, réduits, portent de chaque côté, deux rangées d'ovules. Les Fumeterres, à deux carpelles également, n'ont plus qu'un seul ovule.

Le fruit

Le fruit est sec, capsulaire (fig. 11.12). L'ouverture se fait par des valves de chaque côté des placentas : la *déhiscence paraît paraplacentaire* (fig. 9.6 et fig. 11.12).

- Chez les *Pavots* et les *Coquelicots*, les fentes qui devraient limiter les valves ne se forment qu'en haut du fruit (capsule *poricide*).
- Chez le *Pavot* à opium, ces valves ne se forment plus; la capsule devenue indéhiscente est dite « aveugle ».
- Chez la *Chélidoine*, les fentes intéressent toute la longueur du fruit et isolent un cadre placentaire portant les graines; un tel fruit, provenant de deux carpelles, est appelé *silique*.
- Chez les *Fumeterres*, le fruit, à une seule graine, ne s'ouvre plus : c'est un akène.

---

87. Ces placentas paraissent insérés au niveau des nervures dorsales des n carpelles, ce qui est en désaccord avec la placentation pariétale. En fait l'ovaire des Papavéracées est formé de *2n* carpelles : *n* carpelles *d'allure normale* (les seuls extérieurement visibles) mais *stériles* (sans placentas) alternent avec n carpelles fertiles (portant les placentas *très étroits*, réduits pratiquement à leur nervure dorsale. Les n stigmates proviennent tantôt des carpelles fertiles, tantôt des carpelles stériles ce qui explique qu'ils soient superposés aux placentas (Pavot) ou en alternance (Chélidoine).

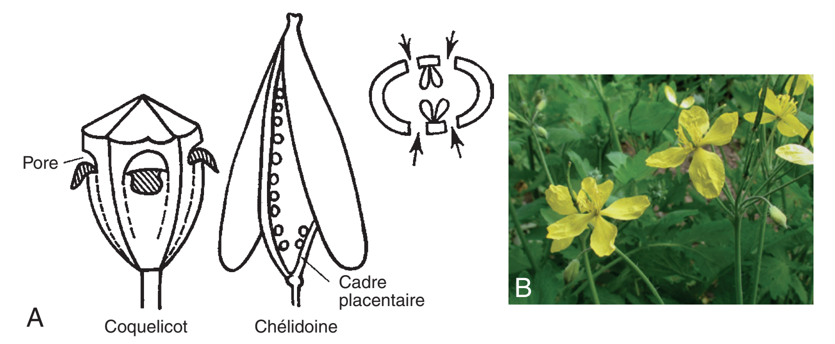


Fig. 11.12.
La déhiscence des fruits de Papavéracées.
A : capsule s'ouvrant par des pores; à droite, silique. Un schéma d'une coupe transversale de ce dernier fruit permet de préciser la position des fentes de déhiscence. B : Chélidoine : fleurs et jeunes siliques.

Principales espèces

- La *Chélidoine* se rencontre fréquemment en herborisation. Son latex orangé est irritant.
- Les *Pavots* aux fleurs ornementales sont souvent plantés dans les jardins. Une variété donne l'huile d'œillette; une autre, cultivée en Orient, produit l'opium.
- Les *Coquelicots* et les *Fumeterres* se raréfient dans les champs depuis l'emploi des herbicides.

PROTÉALES, BUXALES, TROCHODENDRALES ET GUNNÉRALES

Les *Protéales* comprennent trois familles au faciès très différent : les *Protéacées* (62 genres, 1 175 espèces diversifiées dans les zones méditerranéennes de l'hémisphère sud, principalement centrées sur la région du Cap et le sud-ouest de l'Australie). Ce sont des arbres et arbustes à fleurs apétales (enveloppe simple et colorée, souvent formée de 4 tépales, autant d'étamines et à carpelle unique), réunies en inflorescences voyantes (épis, grappes, capitules, fig. 11.15). Les Platanes (*Platanacées*, 1 genre, 8 espèces) sont couramment plantés en France; *Platanus orientalis* (fig. 11.13), est originaire de l'Asie mineure, *P. occidentalis* de l'Amérique du Nord; P. *x acerifolia*, le Platane commun, est leur hybride.

Les *Nélumbonacées*, 1 genre, 2 espèces à habitat aquatique dont le Lotus sacré de l'Inde, *Nelumbo* (fig. 11.14), qui ne doit pas être confondu avec un Nénuphar. En Asie, Boudha est souvent représenté assis sur un Lotus.

Les *Trochodendracées* et Trochodendrales sont réduites à 2 espèces asiatiques (fig. 11.15). La fleur apérianthée comprend de nombreuses étamines et 6 carpelles indépendants à l'origine de follicules : le bois est archaïque.

Les *Buxacées* (Buxales) comprennent 50 espèces en 4–5 genres dont le Buis (fig. 11.15). Les fleurs à tépales sont unisexuées avec soit 4 à 10 étamines, soit 3 carpelles soudés se transformant en un fruit capsulaire.

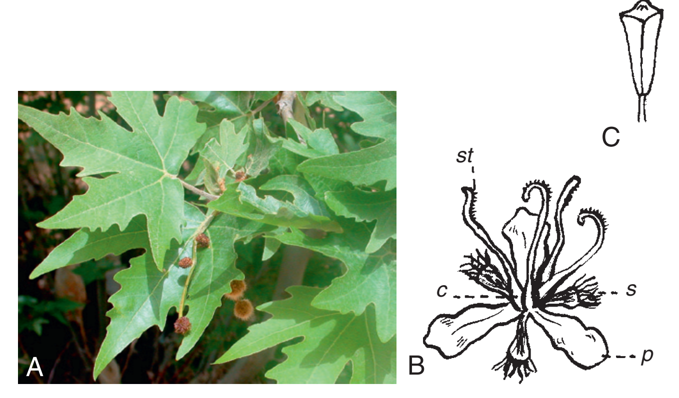


Fig. 11.13.
Platane d'Orient.
A : feuilles alternes et inflorescences en capitules sphériques. B : fleurs femelles (3 à 8 tépales réduits à des écailles velues, *s*; 3 à 8 tépales spatulés, *p*; 3 à 9 carpelles séparés, *c*). La fleur mâle (non représentée) possède 3 à 8 étamines. C : akène.

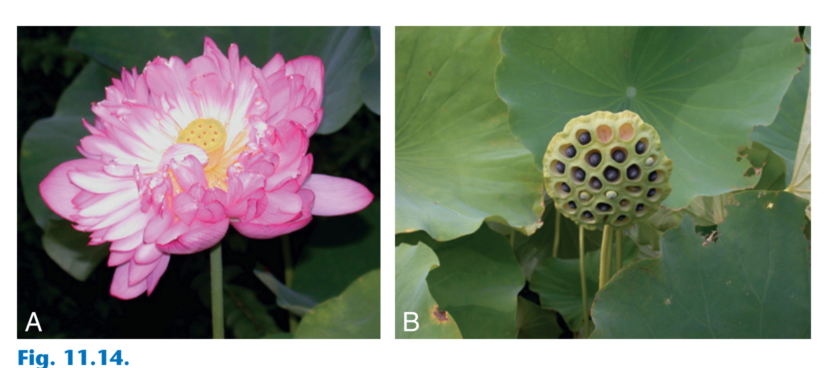


Fig. 11.14.
Lotus sacré.
La fleur (A) comprend 4-5T + ∞P + ∞E + ∞C (enchâssés dans le réceptacle : B).

Triporées centrales

D'après APG3, les Saxifragales sont le groupe-frère de toutes les Rosidées et forment avec elles un clade évident regroupant un grand nombre d'ordres typiquement dialypétales.

SAXIFRAGALES (ou Prérosidées)

L'ordre des Saxifragales représente ce que l'on peut appeler ici Prérosidées : car il est le groupe-frère des Rosidées.

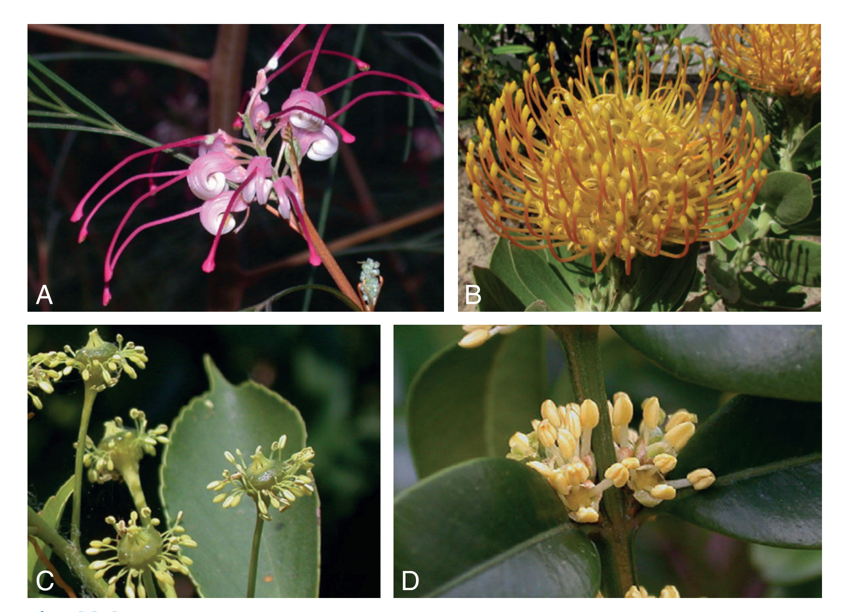


Fig. 11.15.
Protéales, Trochondendrales, Buxales.
A : Protéacée à fleurs en grappes (*Grevillea*). B : Protéacée à fleurs en capitule (*Leucospermum*). C : fleurs de *Trochodendron*, (noter les fleurs polystémones et apétales. D : fleurs mâles de *Buis* (2+2T, 4E).

Les Saxifragales regroupent 2 500 espèces encore primitives proches du stock à l'origine des Renonculales. Par exemple les caractères embryogéniques des *Saxifragacées*, des *Crassulacées* et des *Renonculacées* sont proches. C'est un ensemble modeste comprenant surtout des herbacées et des arbustes tempérés.

Les *Crassulacées* (1 380 espèces dont les Sédums) (fig. 11.16) sont des herbes ou des arbustes succulents encore appelées plantes grasses (*cf.* p. 280) adaptées à des biotopes secs. Le métabolisme du carbone y est du type CAM[88] comme pour les *Cactacées* (*cf.* p. 214). L'androcée est obdiplostémone. Les carpelles libres, mais plus ou moins soudés à la base, sont restés pluriovulés et les fruits sont des follicules.

Chez les *Saxifragacées* (620 espèces herbacées dont plusieurs adaptées aux montagnes), également obdiplostémones, les carpelles sont généralement partiellement soudés (Saxifrages), fig. 11.16.

Les *Grossulariacées*, très proches des *Saxifragacées*, sont des arbustes du genre *Ribes* (200 espèces de Groseilliers, fig. 11.16) dont les carpelles concrescents à la coupe florale deviennent ici une baie infère : la groseille.

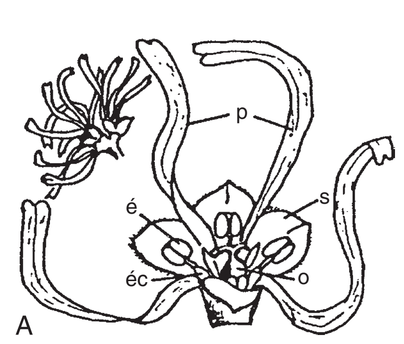
Les *Péoniacées*, limitées aux Pivoines, sont des plantes d'ornement (25 espèces) présentant 5 sépales, 5 à 10 pétales vivement colorés ; les fruits sont représentés par 3 à 5 follicules.

88. CAM est un acronyme anglais signifiant Métabolisme Acide des Crassulacées.



Fig. 11.16.
Saxifragales.
A : le *Sédum blanc* et ses feuilles charnues. B : *Saxifrage granulé.* C : *Groseillier à maquereaux* : 5S rouges, 5P blancs, 5Et alternipétales (post-obdiplostémonie). D : Pivoine : 5P, 5nE, et ici, 2C.

Les *Hamamélidacées* (95 espèces) sont des arbres ou arbustes (*Hamamelis virginiana* est appelé le Noisetier de Virginie). Les fleurs, uni- ou bisexuées, généralement à périanthe réduit et réunies en inflorescences, présentent 4 longs pétales chez les Hamamelis (fig. 11.17). Chez cette famille, on assiste à la



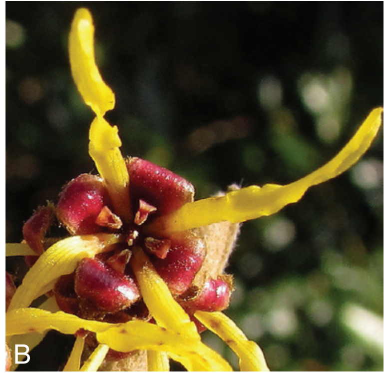


Fig. 11.17.
Fleur hermaphrodite et pourvue de pétales de l'Hamamélis.
é, étamines ; *éc*, écailles représentant un deuxième verticille d'étamines ; *p*, pétales ; *a*, ovaire bicarpellé à l'origine d'une capsule ; *s*, sépales. A : cyme de trois fleurs. B : fleur d'*Hamamelis mollis*, arbuste ornemental fleurissant en janvier : montrant les sépales (rouges), les pétales (jaunes), les étamines (orange), les 2 stigmates au centre.

formation d'inflorescences plus ou moins denses avec réduction des fleurs qui perdent les pétales, puis les sépales et deviennent unisexuées (*cf.* l'évolution des *Euphorbiacées*, fig. 11.27). Parallèlement la pollinisation entomophile devient anémophile (*cf.* l'évolution des Fagales, p. 180).

Rosidées

Avec près de 82 000 espèces connues, c'est le clade le plus vaste des Triporées après les Astéridées…

Chez les Rosidées, la fleur est typiquement *dialypétale*, *pentacyclique et à carpelles généralement indépendants*, mais de nombreuses variations se produisent par adaptation à l'environnement : méristémonie, perte des pétales et des sépales, soudure des pétales entre eux et avec la coupe florale, condensation en inflorescences compactes… Plusieurs caractères primitifs s'y observent : présence de cycles trimères, par exemple (5+3)P chez la Dryade à 8 pétales (*Rosacées*) ; de même, la préfloraison quinconciale (Millepertuis, fig. 11.22, et Rosier, fig. 11.37), issue de la condensation de 2 cycles trimères (fig. 9.3) est fréquente au niveau du calice et de la corolle.

On peut distinguer les Protorosidées limitées aux *Vitales* et deux clades, les *Fabidées* et les *Malvidées* (fig. 11.18).

VITALES (ou Protorosidées)

Les Vitales, limitées aux *Vitacées* (725 espèces tropicales et subtropicales, généralement lianescentes) seraient le clade-frère de l'ensemble des Rosidées. La Vigne (*Vitis vinifera*) est originaire du Caucase (fig. 11.19).

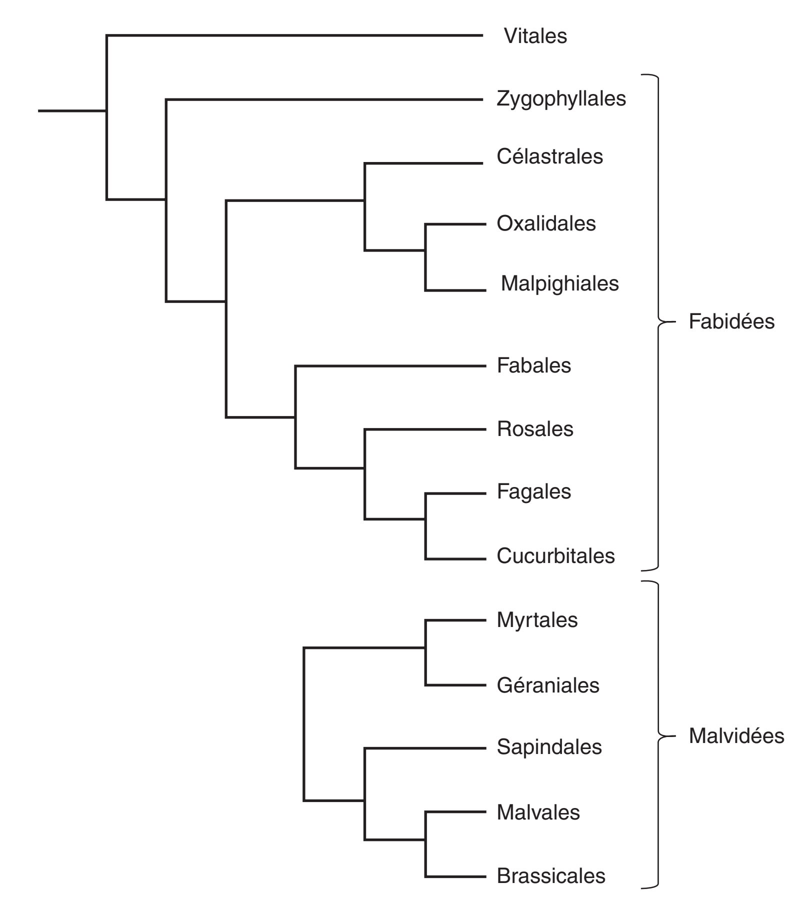


Fig. 11.18.
Cladogramme des Rosidées. (d'après l'APG3, simplifié)

Fabidées

Les Fabidées ou Eurosidées I comprennent 8 ordres : Zygophyllales, Célastrales, Oxalidales, Malpighiales, Fabales, Rosales, Fagales et Cucurbitales,.

La plupart des Fabales et quelques genres appartenant aux Fagales : *Bétulacées* et *Casuarinacées*, aux Cucurbitales : *Coriariacées* et aux Rosales : *Rhamnacées*, *Éléagnacées* et *Rosacées*, fixent l'azote de l'air *via* la symbiose avec des procaryotes.

Les Fabales, les Rosales et certaines Fagales sont particulièrement riches en tannins.

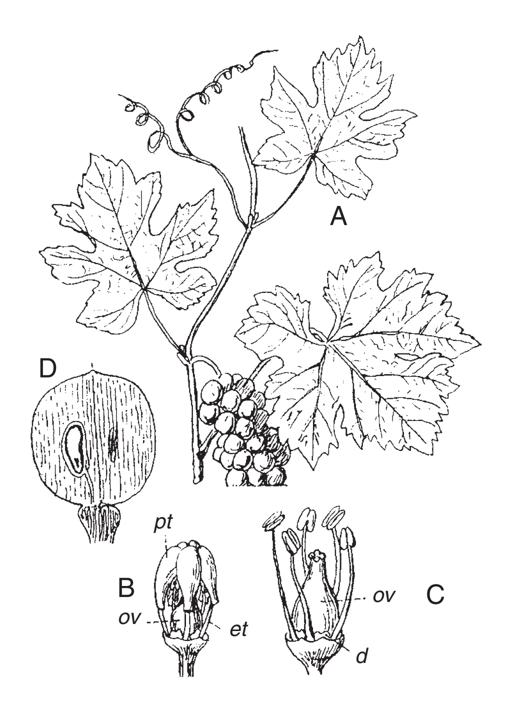


Fig. 11.19.
La Vigne.
A : rameau. B : fleur avec sa corolle (les 5 pétales tombent d'une pièce quand la fleur s'épanouit) et C, sans corolle. Les sépales sont petits, soudés à la coupe florale ; *et*, étamine superposée au pétale ; *d*, disque nectarifère ; *ov*, ovaire bicarpellé à l'origine d'une baie, le grain de raisin (D).

ZYGOPHYLLALES

Les Zygophyllales sont le groupe-frère de toutes les autres Fabidées et comprennent notamment les *Zygophyllacées* avec *Zygophyllum*, fig. 11.20 et des espèces tropicales comme le bois de Gaïac.

CÉLASTRALES

Les Célastrales (2 familles) se limitent quasiment aux *Célastracées* (1 300 espèces) et sont postobdiplostémones. Ce sont des arbres ou des arbustes, comme le Fusain d'Europe (Bonnet de prêtre, fig. 11.20), le *Catha edulis* (Qat ou Kat ou encore thé des Arabes), riche en caféine.

OXALIDALES

Les Oxalidales se composent de 7 familles, 1 500 espèces. Les *Oxalidacées* (565 espèces des régions chaudes dont les Oxalis acclimatés à nos régions, fig. 11.20) sont également obdiplostémones. L'une des espèces de nos régions, appelée Pain de coucou pousse en sous-bois ; ses fleurs blanches et surtout ses feuilles semblables à celle du Trèfle présente un goût acidulé dû à l'acide oxalique, qui tire son nom de cette espèce.

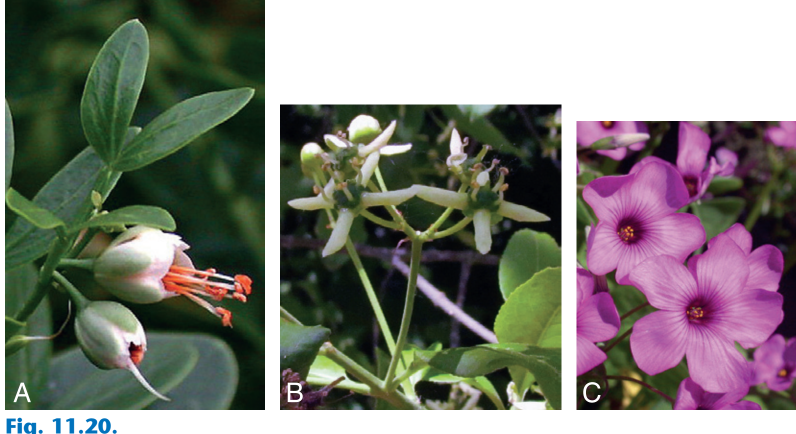


Fig. 11.20.
Zygophyllales, Célastrales, Oxalidales.
A : *Zygophyllum* : 5S, 5P, (5+5) E, 5C. B : *Fusain d'Europe* : 4S, 4P, 4Et, (4C). C : *Oxalis*, fleur disposée comme A, obdiplostémone.

MALPIGHIALES

Les Malpighiales sont un vaste ordre créé dans les années 1990 pour 35 familles et près de 16 700 espèces). Les feuilles des Malpighiales (fig. 11.21) sont généralement simples : l'ovaire peut être triloculaire à styles libres; des glandes ou de disques nectarifères sont présents.



Fig. 11.21.
Malpighiales.
A : rameau fleuri de *Clusia* (Clusiacées). B : *Malpighia glabra* (Acérola : fruits rouges riches en vitamine C). C : *Cocaïer* : rameau avec fleurs et fruits. D : fleur de Lin cultivé.

Elles comprennent notamment :

- les *Malpighiacées* (1 200 espèces tropicales), les *Erythroxylacées* (240 espèces tropicales dont le Cocaïer (fig. 11.21), arbuste du Pérou et de la Bolivie; ses feuilles contiennent un alcaloïde à propriétés anesthésique et stupéfiante, la cocaïne);
- les *Rhizophoracées* (135 espèces de Palétuviers typiques des mangroves);
- les *Linacées* (280 espèces dont le Lin, fig. 11.21);
- les *Clusiacées*, comprenant 850 espèces d'arbres tropicaux (fig. 11.21) dont le Mangoustan;
- les *Hypéricacées* (480 espèces cosmopolites avec surtout le genre *Hypericum* (Millepertuis : fig. 11.22);

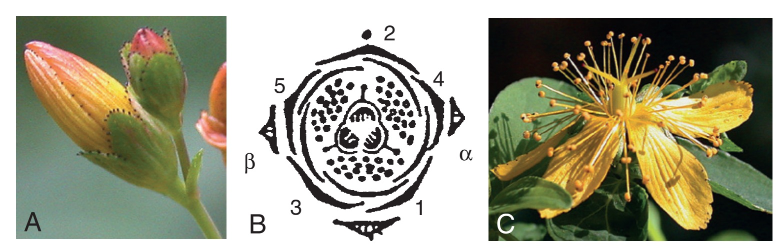


Fig. 11.22.
Millepertuis.
A : bouton à sépales bordés de glandes. B : diagramme floral montrant la coexistence d'une préfloraison quinconciale (calice) et d'une estivation tordue (corolle), de cycle pentamères et trimères (trois carpelles, trois faisceaux d'étamines) ; α et β, préfeuilles. C : fleur épanouie.

- les *Podostémacées* (270 espèces) tellement modifiées par leur habitat aquatique, les rivières rapides tropicales qu'elles ressemblent à des mousses; elles sont en fait très proches des *Hypéricacées*).

Dans tout cet ensemble les fleurs sont obdiplostémones (il peut y avoir des avortements ou des multiplications par méristémonie).

- les *Violacées* et famille apparentées (*cf.* ci-dessous), *Salicacées* et *Passifloracées*, qui ont acquis des carpelles « ouverts »;
- les *Euphorbiacées* (*cf.* ci-dessous) vaste famille des régions chaudes;
- les *Rafflésiacées* (22 espèces) seraient des Malpighiales régressées. Ce sont des plantes tropicales parasites, non chlorophylliennes, dont l'appareil végétatif, très dégradé, se développe comme le mycélium des champignons. Des filaments se propagent dans le cambium de la plante parasitée. Les fleurs s'épanouissent généralement au ras du sol et peuvent atteindre un mètre de diamètre chez les *Rafflesia*.

Violacées

Les *Violacées*[89], 700 espèces (dont 400 espèces de Violettes et Pensées, toutes deux du genre *Viola*), sont répandues dans le monde entier.

89. Du genre *Viola*, Violette; historiquement, le premier indicateur coloré ulilisé en chimie fut extrait des Violettes.

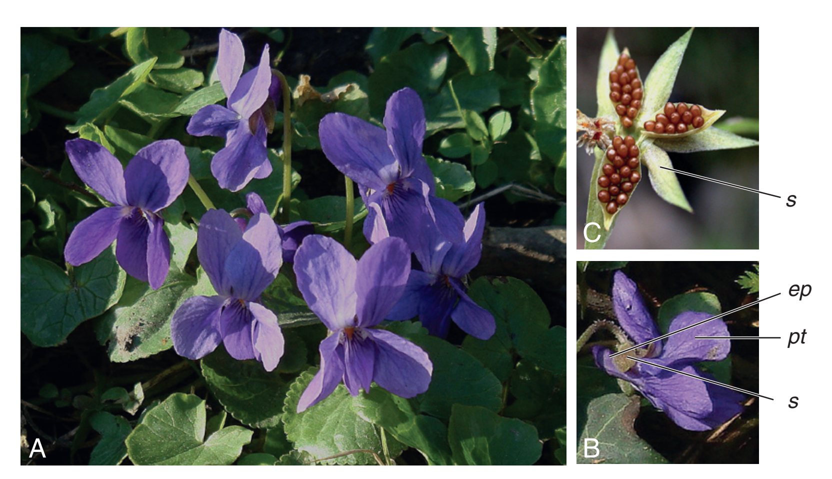


Fig. 11.23.
Violette odorante.
A : port de la plante. B : profil de la fleur (*pt*, pétale ; *s*, sépale ; *ep*, éperon. C : capsule déhiscente.

Nous limiterons notre étude aux Violettes[90].

La Violette odorante (fig. 11.23), par exemple, est une petite herbe vivace par un rhizome et que l'on rencontre dans les bois.

Les fleurs, d'un beau bleu-violet, sont très particulières et pentamères sauf au niveau des carpelles réduits à trois (d'autres espèces de la famille, plus primitives, en ont encore cinq) ; donc ici la trimérie est secondaire, évoluée et non primitive) :

- les 5 sépales se prolongent à leur base par un talon membraneux ;
- la corolle est nettement zygomorphe :
  - le pétale inférieur est éperonné,
  - les deux pétales supérieurs sont redressés ;
- les 5 étamines ont leurs anthères appliquées contre le style ; les deux inférieures portent un appendice nectarifère, qui se loge dans l'éperon du pétale inférieur, qui joue ainsi le rôle de collecteur de nectar ;
- les 3 carpelles « ouverts », à stigmates soudés globuleux, donnent un fruit capsulaire s'ouvrant par trois fentes dorsales ;
- la graine est dispersée par les fourmis (*cf.* p. 78).

La *floraison et la fructification* des Violettes dépendent des longueurs relatives du jour et de la nuit. Au printemps où les jours sont courts, apparaissent les fleurs bleu-violet décrites ci-dessus ; elles sont stériles et avortent. *Quand les jours deviennent longs*, ces fleurs sont remplacées par d'autres, petites, qui restent enterrées et ne s'épanouissent pas : on les appelle fleurs *cléistogames* (du grec *kleistos*, fermé). Les étamines étant appliquées contre le stigmate, l'autopollinisation est très facile : ces fleurs sont fertiles et donnent les graines.

90. La plupart des autres espèces sont sud-américaines et peuvent être des arbres ou arbustes, à fleurs presque régulières.

On distingue deux groupes dans le genre Viola : les Violettes proprement dites, comme la Violette odorante; les Pensées où les quatre pétales latéraux sont redressés. On les cultive fréquemment dans les jardins.

Les Salicacées (1 200 espèces, fig. 11.24) largement répandues, comprennent 54 genres, notamment les Saules (450 espèces) et les Peupliers (35 espèces) des régions froides, à fleurs apétales disposées en « chatons » unisexués. Ces derniers, encore dressés et pourvus de nectaires chez les Saules, sont pollinisés par les insectes; pendants chez les Peupliers, leur pollinisation est anémophile. D'autres genres de *Salicacées* des régions chaudes, font le lien avec les *Violacées*, tels les Chaulmoogra (*Hydnocarpus*) aux graines riches en une huile à propriétés antilépreuses. L'acide salicilique provient du Saule (*Salix*) et possède des propriétés fébrifuges et antalgiques.

Les Passifloracées (725 espèces) comprennent les Passiflores (430 espèces) lianescentes dont des fleurs très sophistiquées présentent un *androgynophore* (colonne centrale portant les étamines et les carpelles), des *appendices corollins* (fig. 11.25)… On utilise les feuilles de Passiflore incarnate en pharmacie et on consomme le jus de la Passiflore comestible. La Passiflore bleue est une plante grimpante des jardins.

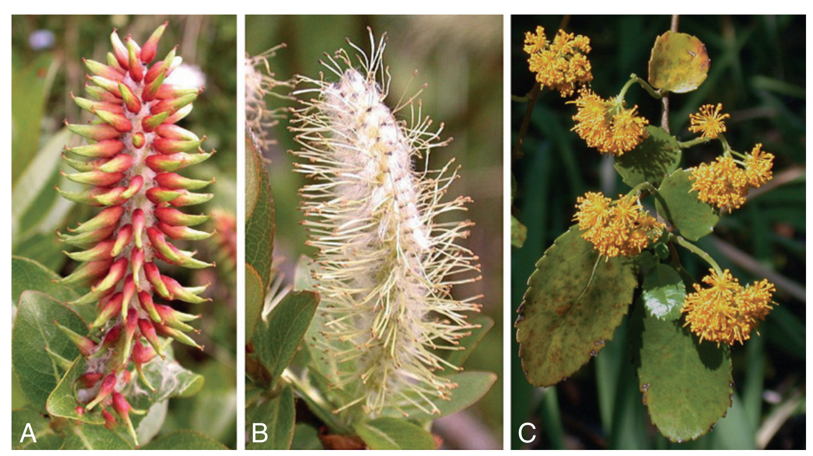


Fig. 11.24.
Inflorescences des Salicacées.
A et B, *Saule hasté* : chaton femelle, chaton mâle. C : panicule de fleurs hermaphrodites à périanthe simple chez *Azara,* arbuste du Chili.

Euphorbiacées[91]

Dans cette vaste famille de 6 500 espèces, trois genres principaux se distinguent : les Euphorbes (1 900 espèces), les *Croton* (plus de 800 espèces) et les *Acalypha* (450 espèces).

C'est une famille *cosmopolite*, mais surtout bien représentée dans les zones *tropicales et subtropicales*.

En France on rencontre surtout les Mercuriales et les Euphorbes (fig. 11.26).

91. Du genre *Euphorbia*, Euphorbe, dédié au médecin du même nom.

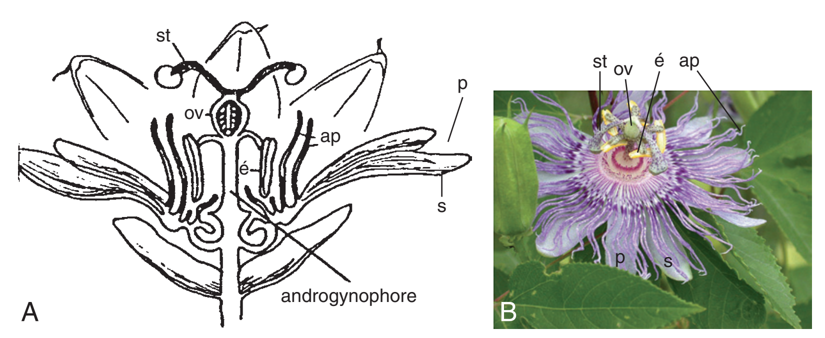


Fig. 11.25.

La fleur de Passiflore, exemple type de fleurs tropicales très évoluées.

Dans cette fleur de la Passion qui évoque la crucifixion du Christ, les appendices corollins, *ap*, rappellent la couronne d'épines, les étamines, *é*, les marteaux et les stigmates, *st*, les clous ; *ov*, ovaire porté par l'androgynophore ; *p*, pétales ; *s*, sépales.

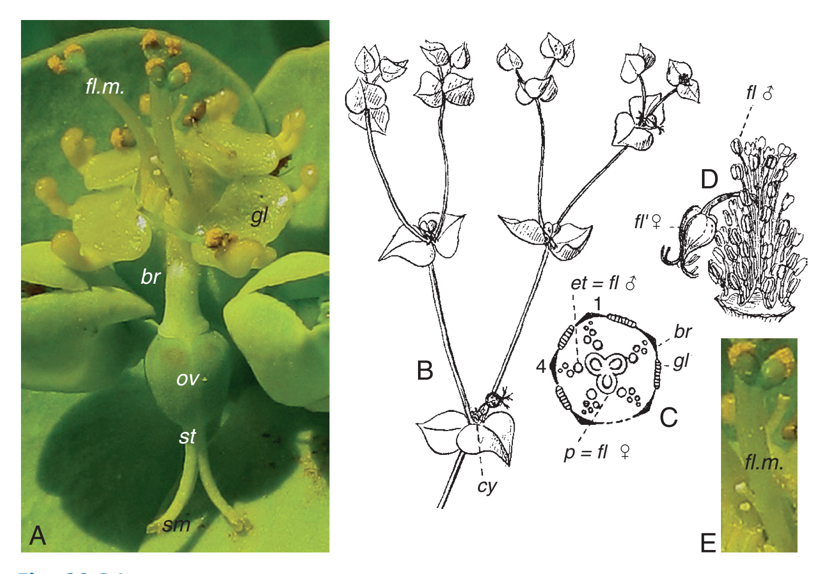


Fig. 11.26.

Euphorbe.

A : Cyathe. B : Cyme bipare ou Cyathium. C : diagramme floral du cyathe. D : cyathe débarrassé de l'involucre de bractées. fleur mâle (*fl.m.*), réduite à une étamine (*et*), fleur femelle (*fl'*) réduite au pistil (*p*) (*gl*, glandes ; *br*, bractées ; *ov*, ovaire ; *st*, style ; *sm*, stigmate). E : détail de A, fleur mâle.

L'appareil végétatif et la fleur sont, chez cette famille, *exceptionnellement variables*, mais une Euphorbiacée se reconnaît à deux caractères constants :

- les fleurs sont *unisexuées* ;
- le fruit est une capsule à déhiscence *tricoque*.

Appareil végétatif

Aucune autre famille ne présente, parmi les Plantes à fleurs, *plus de diversité*! Ce sont :

- des arbres comme les caoutchoucs (Hévéa);
- des *arbustes* dont les rameaux sont parfois aplatis en forme de feuilles analogues aux *cladodes* (*cf.* p. 113);
- des *plantes cactiformes* en forme de cierge ou de sphère;
- des *herbes vivaces* comme la Mercuriale des bois;
- des *herbes annuelles* comme la Mercuriale des jardins;
- voire des herbes flottantes…

Le feuillage est également des plus variés. Le plus souvent simples, entières et alternes, les feuilles peuvent être aussi composées, palmées comme chez le Manioc; entières mais plus ou moins découpées, souvent palmées (Ricin); parfois opposées comme chez les Mercuriales.

Appareil reproducteur

La fleur et son évolution

Les fleurs (fig. 11.26) ont également une structure très variée, mais sont généralement groupées en inflorescences (cymes unipares, multipares, grappes de cymes) et *toujours unisexuées*. Les inflorescences mâles et femelles sont rarement portées par des pieds différents, comme chez les Mercuriales, espèces dioïques, mais le plus souvent groupées sur le même pied (espèces monoïques). Fréquemment, d'ailleurs, les *inflorescences sont mixtes*, comprenant des fleurs mâles et des fleurs femelles.

1. *Les espèces les moins évoluées ont des fleurs possédant un périanthe complet* avec sépales et pétales; les étamines sont nombreuses (jusqu'à 250, chez les *Mallotus*), souvent soudées entre elles en faisceaux, parfois même, en tube staminal. De plus, ces fleurs sont portées par des inflorescences lâches : grappe, cyme.

2. À partir de ce type de fleurs et d'inflorescences, les *Euphorbiacées* réalisent une *évolution orientée dans deux voies complémentaires* :

- réduction du nombre de pièces florales :
  Ainsi :
  - les pétales disparaissent,
  - les étamines deviennent moins nombreuses par avortement et concrescence,
  - puis les sépales disparaissent à leur tour;
- condensation des inflorescences.

Ces deux voies sont, en effet, complémentaires car pour réaliser des inflorescences contractées, contenant de nombreuses fleurs, ces dernières doivent être petites, ce qui s'obtient le plus facilement en réduisant le nombre des pièces florales.

Cette évolution touche surtout les fleurs mâles : le gynécée tricarpellé des fleurs femelles n'est pratiquement pas réductible (chez quelques espèces comme les *Mercuriales*, la tricoque se réduit à une *bicoque* mais cette transformation est assez exceptionnelle). Aussi les fleurs femelles restent-elles en inflorescence lâche, qui d'ailleurs se limite souvent à quelques fleurs, voire à une seule.

Illustrons ces considérations théoriques par quelques exemples :

- Primitivement, nous avons des fleurs avec des pétales, mais encore en inflorescence lâche (fig. 11.27).

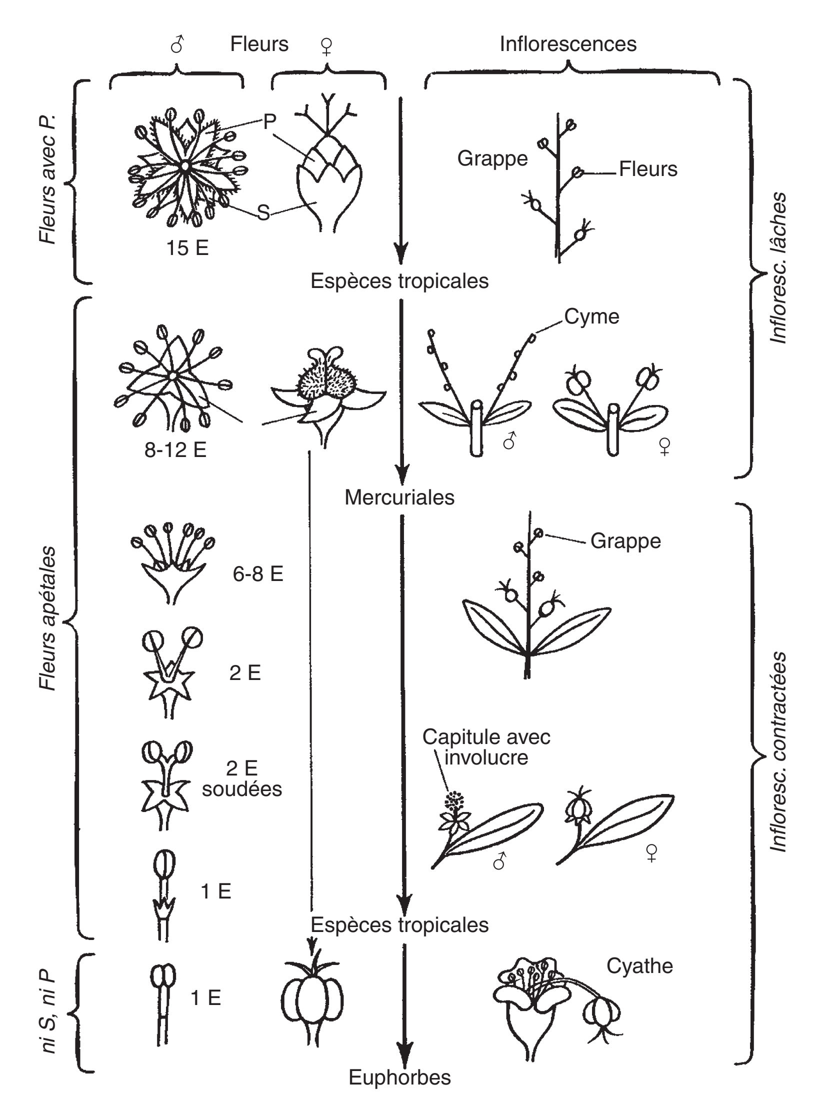


Fig. 11.27.
Les inflorescences et les fleurs chez les Euphorbiacées.
Schémas traduisant l'évolution parallèle des inflorescences à droite et des fleurs à gauche.

Chez le Ricin, les étamines sont très nombreuses et disposées en arbuscules ramifiés ou phalanges.

Chez les Mercuriales, l'androcée des fleurs mâles n'a qu'un petit nombre d'étamines, 8 à 12, très légèrement soudées à la base en trois faisceaux; le *gynécée* des fleurs femelles est réduit à une bicoque, mais dans une population

il existe toujours quelques rares pieds à fleurs tricoques. Les fleurs mâles sont disposées en deux longs épis de glomérules (petites cymes) : les fleurs femelles sont situées seulement par une ou deux à l'aisselle des feuilles.

- Puis, *chez plusieurs espèces tropicales*, on assiste à une réduction et à une concrescence des étamines (fig. 11.26). Chez une certaine espèce, on peut même trouver, selon les fleurs, de dix à deux et même une seule, étamines. Parallèlement, tandis que les fleurs femelles restent en inflorescences lâches ou isolées, les fleurs mâles se rapprochent en inflorescences contractées (souvent elles-mêmes associées en inflorescence lâche), ressemblant à un capitule, d'abord *nu*, puis *entouré* d'une ou plusieurs bractées formant un involucre.
- Enfin, chez les *Euphorbes* (fig. 11.26), les fleurs mâles sont groupées en inflorescences très *contractées* (en cyme unipare hélicoïde de 4 à 8 fleurs) et pourvues à la base d'une bractée.
  Mais ici :
  - *chaque fleur est réduite à une seule étamine sans calice*. Le filet se distingue du pédoncule par une légère articulation à la limite de l'organe (chez un genre voisin tropical, l'étamine est encore entourée par un petit calice rudimentaire),
  - les cinq inflorescences mâles sont situées de telle façon qu'elles entourent une inflorescence femelle réduite à une seule fleur réduite elle-même à son gynécée. L'ensemble est appelé *cyathe*. Les bractées situées à la base de chaque inflorescence mâle se soudent en un *involucre appelé péricyathe*. En outre, les stipules de ces bractées s'unissent pour former quatre (ou cinq) glandes nectarifères en croissant, qui, chez certaines espèces, s'accroissent et forment des lobes pétaloïdes (*Euphorbia fulgens* du Mexique),
  - de plus, les cyathes sont à leur tour groupés en inflorescences complexes. Ce sont généralement des cymes de cyathes chez les Euphorbes et même chez les espèces exotiques des *incyathescences* : plusieurs cyathes devenus exclusivement mâles par avortement de la fleur femelle entourent un cyathe femelle réduit à la fleur femelle, le tout très condensé et protégé par des bractées (*Anthostema*),
  - enfin, chez certaines autres espèces américaines on observe la présence d'un cyathe zygomorphe, ce qui est un caractère tout à fait remarquable et exceptionnel au niveau de l'inflorescence.

Il faut particulièrement souligner que le cyathe, inflorescence complexe, a l'aspect d'une fleur bisexuée, apétale : les bractées du péricyathe simulent cinq sépales, les cinq inflorescences de fleurs mâles, cinq phalanges d'étamines, l'inflorescence femelle, un ovaire tricoque. Au point que de nombreux auteurs anciens y reconnaissaient la fleur complète et primitive (car apétale) des *Euphorbiacées*. *Ces auteurs auraient dû remarquer* :

- que les étamines se développent ici de l'intérieur vers l'extérieur, ce qui est l'ordre inverse d'une fleur où les étamines du centre sont d'abord moins épanouies que celles du pourtour ;
- que les étamines sont articulées sur le pédicelle, ce qui est anormal et qui, nous l'avons vu, s'explique par l'anatomie comparée.
  Mais il ne convient pas de les critiquer trop vite. Nous décrivons sans doute, encore, certaines fleurs comme telles, alors qu'elles ne sont que des inflorescences très contractées.

L'intérêt de l'étude de la fleur et de l'inflorescence chez les *Euphorbiacées* est de nous montrer le type d'une *évolution cylique* : partant d'un organe donné (la fleur), par transformations successives, on retrouve un organe ressemblant morphologiquement au premier (le cyathe), mais dont la structure est différente.

Le gynécée et le fruit

L'unité des Euphorbiacées est due à son gynécée très particulier, qui, à maturité, donne naissance à un fruit tout à fait typique.

- Le gynécée est formé de trois carpelles « fermés » à parois coccoïdes et à styles et stigmates séparés. Chaque carpelle contient un seul ovule[92].
- *Le fruit est une capsule, dite tricoque* (fig. 11.28), à déhiscence triple ; à maturité, il se divise en trois coques, par déhiscence septicide et septifrage, les trois coques s'ouvrant elles-mêmes dorsalement par déhiscence loculicide.

Ce fruit est très constant. Nous avons vu qu'il pouvait se réduire à une capsule bicoque (fig. 11.27 et 11.29) chez la Mercuriale. Exceptionnellement il peut y avoir subdivision des carpelles (Sablier).

Les graines sont à réserves oléagineuses (huile de Ricin) et fréquemment pourvues d'une excroissance tégumentaire ou *caroncule*.

Principales espèces

On rencontre les *Mercuriales* et plusieurs *Euphorbes*.

Les *Hévéa*, originaires du Brésil et cultivés dans de nombreuses régions tropicales, sont la source la plus importante de caoutchouc naturel.

Le *Tapioca* vient des tubercules de *Manioc* (fig. 11.29). C'est l'aliment de base de la plupart des populations africaines des régions forestières.

Le *Ricin* donne une huile plus guère utilisée comme purgatif.

Chez les fleuristes, on peut voir les *Poinsettia*, Euphorbes décoratives par les bractées rouges entourant les cyathes.

Les *Phyllanthacées* (2 000 espèces dont près de 800 chez *Phyllanthus*) ont été récemment séparées des *Euphorbiacées* : elles s'en distinguent par la présence

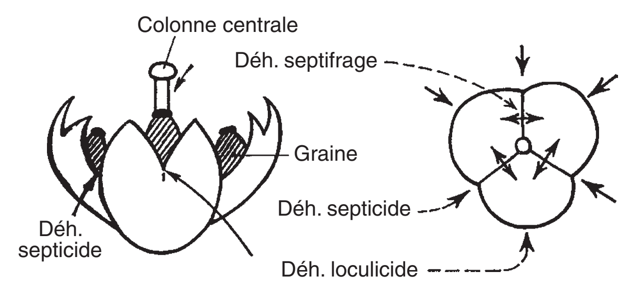


Fig. 11.28.
La « tricoque » des Euphorbiacées.

92. Cet ovule est généralement recouvert par une excroissance du placenta : l'obturateur.

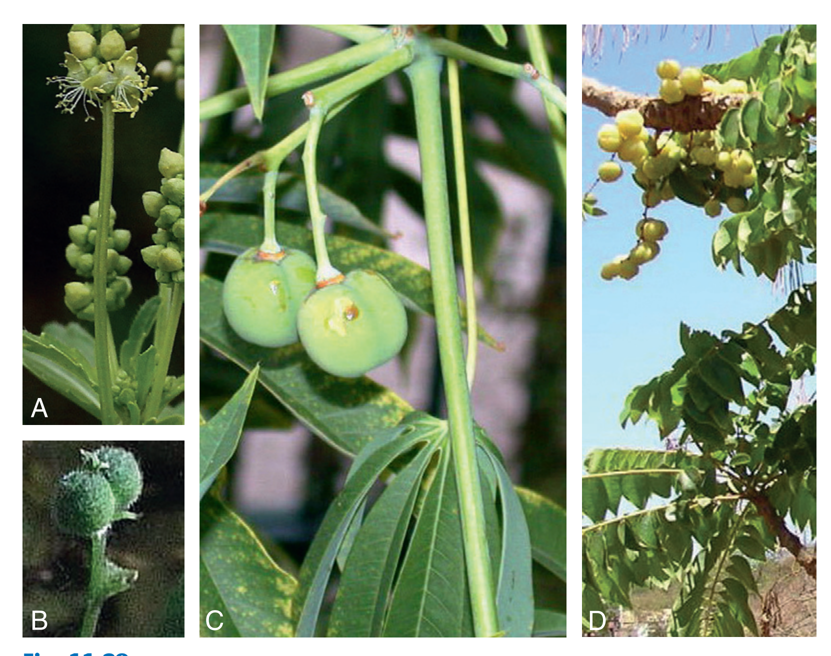


Fig. 11.29.
Euphorbiacées et Phyllanthacées.
A et B : *Mercuriale*, fleurs mâles et fruit bicoque. C : feuilles palmatiséquées et fruits tricoques de *Manioc.* D : rameaux ressemblant à des feuilles composées et fruits tricoques charnus de *Phyllanthus acidus.*

de *deux ovules par loge* au lieu d'un seul et la présence de *cladodes* portant des fleurs (de même que le Petit-Houx chez les *Asparagacées*). Ces cladodes sont eux-mêmes disposés comme les folioles d'une feuille composée (fig. 11.29) portant des fleurs, d'où le nom Phyllanthus, du grec *Phyllos*, feuille et *Anthos*, fleur). *Phyllanthus acidus* porte des fruis charnus comestibles.

FABALES

Les Fabales (4 familles, plus de 20 400 espèces) comprennent les *Mimosacées-Césalpiniacées-Fabacées*, les *Quillajacées* et les *Polygalacées.*

Fabacées

Généralités

Les *Fabacées* ou *Légumineuses*, avec 19 500 espèces répandues dans le monde entier, sont après les *Astéracées* la seconde « famille » des Triporées.

Les *formes arborescentes* prédominent dans les pays chauds ; les *formes herbacées* dans les régions tempérées.

Seul un carpelle persiste : il est à l'origine d'une gousse appelée « légume » par les premiers botanistes.

L'évolution des *Fabacées* se traduit par :

- *la réduction du nombre des étamines*;
- et surtout l'apparition d'une fleur *zygomorphe*.

Ces tendances évolutives, plus ou moins synchrones, conduisent à de très nombreux types floraux, des plus archaïques aux plus évolués.

Les *Fabacées* peuvent être subdivisées en quatre sous-familles :

- les *Bauhinioïdées* comprenant les Arbres à orchidées (*Bauhinia*) et les Arbres de Judée[93] (*Cercis*);
- les *Césalpinioïdées* et les *Mimosoïdées*, qui comprennent surtout des arbres des pays chauds : *Mimosa*[94], *Acacia*, *Cassia*[95] (fig. 11.68);
- Les *Faboïdées* (du genre *Faba*, Fève), autrefois appelées *Papilionacées*, en raison de la forme de la corolle en «papillon», comprennent de nombreux représentants de nos régions : les Trèfles, les Pois, les Haricots…

Les *Mimosoïdées* encore proches des *Rosacées* primitives, ont un périanthe régulier et réduit mais des étamines généralement très nombreuses.

Chez les *Césalpinioïdées* et les *Faboïdées*, le nombre des étamines se réduit en général à 10. Ce nombre, encore sujet à variations chez les *Césalpinioïdées*, est constant chez les *Faboïdées* et surtout, la fleur acquiert une corolle zygomorphe.

Mais cette zygomorphie n'est pas réalisée de la même façon chez les deux sous-familles (fig. 11.30).

Chez les Césalpinioïdées, l'étendard est assez discret recouvert par les pétales latéraux eux-mêmes recouverts par les pétales de la carène.

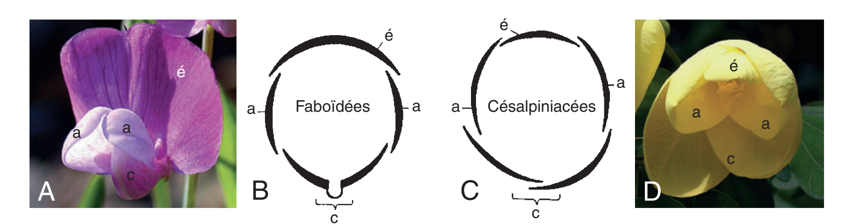


Fig. 11.30.
Préfloraison descendante des Faboïdées et ascendante des Césalpinioïdées.
A et B : Faboïdées. A : Gesse. B : diagramme floral montrant l'estivation descendante. C et D : Césalpinioïdées. C : diagramme floral montrant l'estivation ascendante. D : *Bauhinia. é* : étendard ; *a* : ailes ; *c* : carène).

93. L'arbre de Judée, très décoratif, est cultivé dans les parcs.
94. Le Mimosa «des fleuristes» appartient en fait au genre *Acacia* (*Mimosoïdées*), dont, en outre, certaines espèces ont un intéret pharmaceutique, par exemple l'*Acacia verek*, qui fournit la gomme arabique.
95. Diverses espèces de *Cassia*, autres représentants des *Césalpinioïdées*, fournissent une drogue purgative, le Séné. Les Flamboyants *(Delonix regia)* sont la parure des tropiques.

Chez les Faboïdées, l'étendard est très grand et il recouvre les pétales latéraux ou ailes, qui à leur tour recouvrent les pétales de la carène.

Nous limiterons notre étude aux Faboïdées, seule sous-famille dont les représentants sont nombreux dans nos régions.

Les Faboïdées, représentent d'ailleurs les deux tiers des espèces de « Légumineuses ».

On y trouve des arbres, la plupart exotiques, voire des *lianes*, mais surtout de nombreuses *espèces herbacées* vivaces ou annuelles. Le Pois cultivé (fig. 11.31) en est un bon exemple. Certaines Faboïdées sont cosmopolites; comme le Lotier corniculé; d'autres couvrent à elles seules de vastes étendues : landes à Ajoncs, steppes à Astragales…

C'est une famille exceptionnellement *homogène*, très reconnaissable à l'aspect de ses feuilles alternes, stipulées et composées pennées, à celui de ses fleurs, à corolles dites « en papillon » et par ses fruits ou gousses.

Appareil végétatif

Nous insisterons sur deux points : la particularité biologique des racines et l'évolution foliaire.

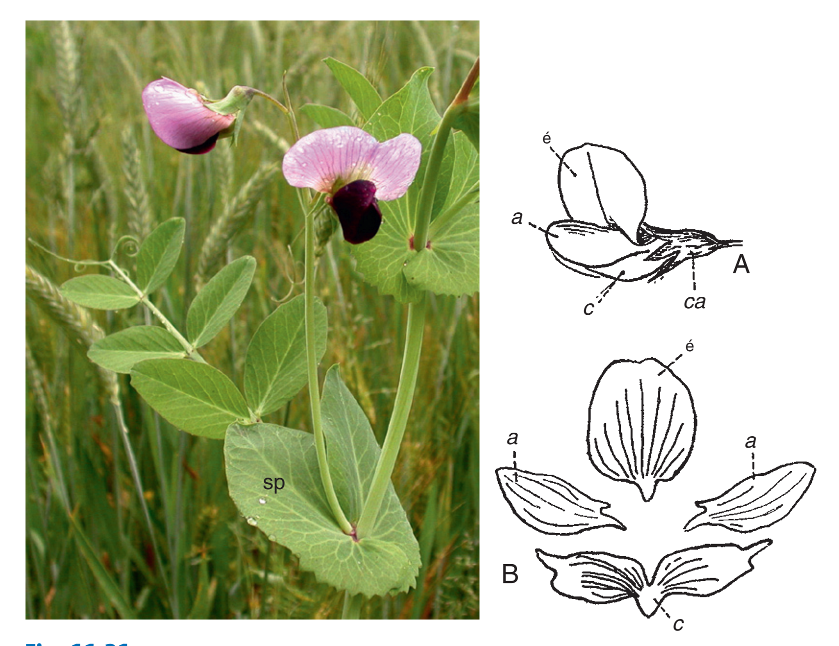


Fig. 11.31.
Pois des champs.
A : fleur. B : diverses pièces de la corolle : *ca*, calice; *é*, étendard ou vexillum; *a*, ailes; *c*, carène. C : fragment de la tige florifère : *sp*, stipule.

1. Les racines présentent des renflements ou *nodosités*. Ce sont des radicelles déformées à la suite d'une infestation par des bactéries, les *Rhizobium*, dont il existe plusieurs variétés ou espèces suivant la Fabacée atteinte. Il s'établit une symbiose entre cette dernière et la bactérie[96].

Celle-ci fixe *l'azote atmosphérique*, empruntant l'énergie nécessaire dans les sucres formés par la plante. *En retour*, cette dernière utilise la majeure partie de l'ammonium synthétisé par la bactérie.

2. *Les feuilles, primitivement* alternes, composées-imparipennées et stipulées, peuvent évoluer vers une feuille simple, ou vers une feuille composée-pennée (fig. 11.32); en particulier, la foliole terminale se transforme parfois en *vrille* et les *stipules* peuvent devenir plus importantes que les feuilles, voire les remplacer.

Ainsi, à partir de une feuille à folioles imparipennées (Sainfoin, Réglisse), il peut y avoir :

- disparition de la foliole terminale (Fève);
- ou sa transformation en vrille (Vesce). Les folioles latérales peuvent alors se réduire à deux ou même totalement disparaître, tandis que, par compensation, les stipules acquièrent la taille de folioles (Gesse);
- réduction à trois folioles (Trèfle, Lotier; chez ce dernier, les stipules sont très importantes et aident à simuler une feuille à cinq folioles); suite à une mutation, certaines feuilles de Trèfle sont à « quatre feuilles »;
- une seule foliole terminale (ex. : les feuilles de l'extrémité des rameaux chez le Genêt à balais);
- transformation des stipules en épines (Robinier faux-acacia);
- ultérieurement, par détournement évolutif, subdivisions des deux folioles latérales (Lupin);
- et toujours par détournement évolutif, développement de *petites stipules* au niveau des folioles, ce sont les *stipelles* (Haricot).

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs sont groupées en grappes plus ou moins allongées.

- *Le calice*, gamosépale, a cinq dents, qui se groupent parfois en deux lèvres (Genêt).
- *La corolle*, très zygomorphe, est dite « papilionacée ». Le pétale supérieur est très important : c'est l'étendard. Il recouvre les deux pétales latéraux ou ailes, qui recouvrent eux-mêmes ceux de la carène. Ces derniers comprimés par les autres pétales ont d'ailleurs tendance à se souder plus ou moins longuement par leurs bords communs.

96. Les nodosités, présentes chez 90 % des espèces de Faboïdées, le sont également chez les Mimosoïdées (même pourcentage) et les Césalpinioïdées (1/3 des espèces), ce qui est une preuve supplémentaire de l'unicité des Fabales. L'enrichissement du sol en azote par les Trèfles, Luzernes… était déjà connu des Romains qui avaient mis au point la technique de rotation des cultures.

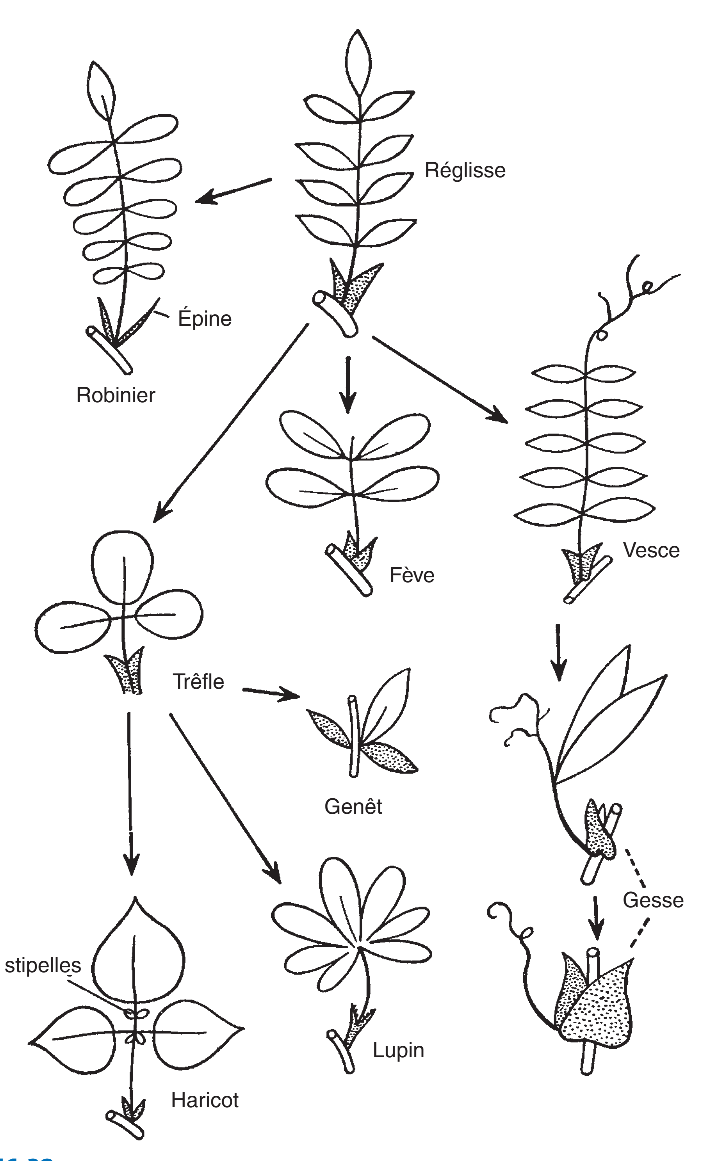


Fig. 11.32.
Divers types de feuilles chez les Faboïdées (en pointillé, les stipules).
Comparer à la fig. 11.37 relative aux *Rosacées*.

- Chez les Trèfles, où les fleurs sont très serrées dans l'inflorescence, l'ensemble des pétales peut se souder; la corolle devient gamopétale. Chez quelques genres tropicaux, seul l'étendard persiste.
- *L'androcée* compte dix étamines[97] qui peuvent être *libres* chez les espèces les plus primitives comme le Sophora, soudées entre elles par leur filet, sauf une, comme chez le Haricot (cas le plus fréquent) ou *toutes soudées* comme chez les Genêts (fig. 11.33).
- *Le gynécée* est représenté par un carpelle allongé, pluriovulé et surmonté d'un style de forme variable.

Le fruit

Nous avons vu qu'il caractérisait l'ensemble des Fabales. La *gousse* ou *légume* est un fruit sec défini par une double ouverture : ventrale (le long de la ligne de suture du carpelle, comme pour une follicule) et dorsale (au niveau de la nervure principale de la feuille carpellaire).

La gousse peut, chez quelques espèces, *se transformer secondairement*. Ces variations sont analogues à celles que nous décrirons chez les Brassicacées pour les siliques (*cf.* fig. 11.57).

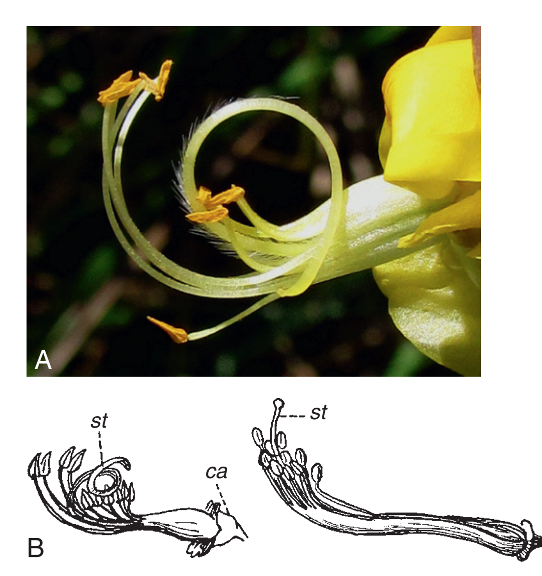


Fig. 11.33.
Exemples d'androcées de Faboïdées présentant divers modes de soudure des pièces.
À gauche et sur la photo, les dix étamines sont soudées (Genêt à balais); à droite, neuf étamines sont soudées, une restant libre; *st*, stigmate; *ca*, calice.

97. Disposées primitivement en deux verticilles de cinq pièces; on distingue généralement cinq grandes étamines (verticille externe) et cinq petites (dont une est le plus souvent libre).

Ainsi (fig. 11.34) :

- la gousse peut devenir pauciséminée (et alors généralement indéhiscente à 1 ou 2 graines) . Le fruit de l'Arachide ou cacahuète contient encore deux à quatre graines : le fruit du Sainfoin ne contient plus qu'une seule graine et devient un akène;
- la gousse, bien que pluriséminée, peut perdre ses déhiscences dorsales et centrales. Elle devient lomentacée. Dans les cas les plus primitifs, les graines sont libérées par pourriture du fruit (Sophora), mais également la gousse acquiert une désarticulation secondaire en segments akénoïdes (Coronille);
- la gousse peut développer également une fausse cloison longitudinale par intraflexion (Astragale);

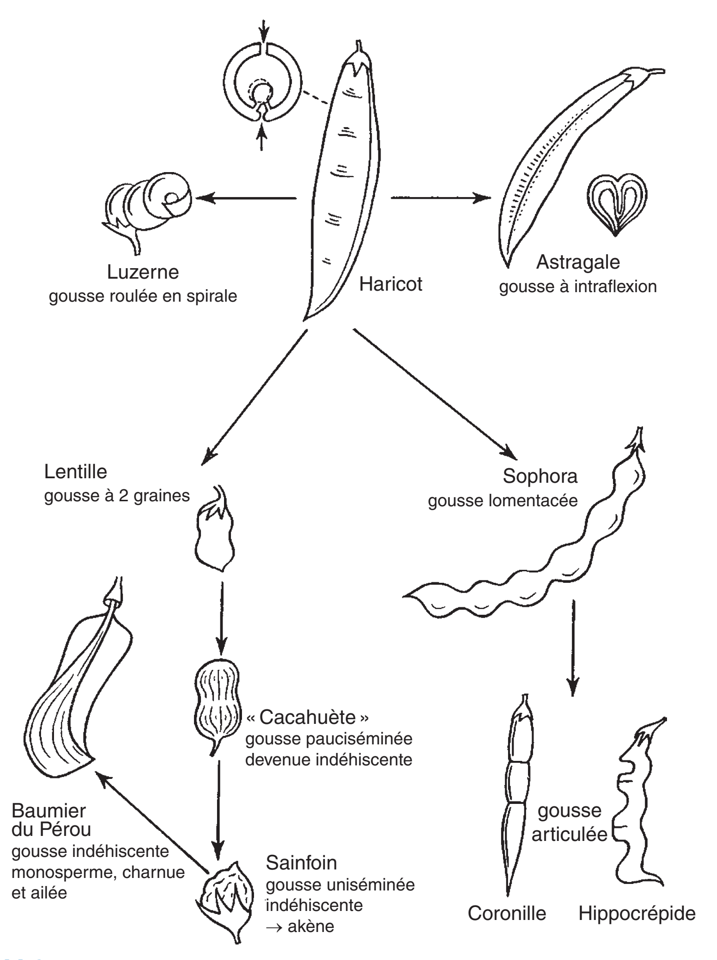


Fig. 11.34.
La gousse chez les Faboïdées.
Principales variations. Comparer à la fig. 11.57.

- enfin les gousses peuvent devenir spiralées ou arquées (Luzerne), vésiculeuse (Baguenaudier), ailées ou charnues...

Les graines, résultant d'un ovule courbe, sont *elles-mêmes arquées*. Elles sont exalbuminées et riches en amidon, matières protéiques[98] (*aleurone*) et huile ; selon les genres, c'est l'une ou l'autre de ces réserves qui domine (ex. : amidon chez les Pois, Haricot, Fève, Lentille : huile chez l'Arachide ; protéines chez le Soja).

Principales espèces

Plusieurs Faboïdées sont rencontrées fréquemment : Trèfle des prés, Trèfle blanc, Vesce, Lotier, Mélilot, Genêt à balais…

Nous venons de voir que bon nombre produisaient des graines *alimentaires* Pois, Haricot, Fenugrec ; ce dernier était utilisé dans les harems pour arrondir les formes féminines… De nombreuses Faboïdées sont aussi utilisées pour l'alimentation du bétail, sous forme de fourrage : Luzerne, Sainfoin, Trèfle…

Le Soja est utilisé sur une large échelle dans l'élevage industriel. D'autres sont *ornementales* : Robinier faux-acacia, Cytise, Glycine…

On extrait la *spartéine* du Genêt à balais, *l'ésérine* de la Fève de Calabar, les *baumes de Tolu et du Pérou* des *Myroxylon*, les *roténones* insecticides des *Derris* et des *Lonchocarpus*, le *suc* des racines de Réglisse, la *gomme adragante* des Astragales…



Fig. 11.35.
Fabacées et Polygalacées.
A : *Cassia* (Césalpinioïdées), dont les folioles sont purgatives (*Séné*). B : grappes de fleurs apétales de *Caroubier* (Césalpinioïdées). C : *Albizia* ou Acacia de Constantinople (Mimosoïdées) : capitules de petites fleurs méristémones. D : *Polygale petit-buis* (Polygalacées).

98. Cette richesse en protéines est une des conséquences de la symbiose avec les *Rhizobium*.

Les *Polygalacées* (fig. 11.35) (925 espèces dont 325 appartenant au genre Polygale) sont des herbes ou des arbustes cosmopolites à fleurs zygomorphes en papillon : 2 des 5 sépales sont en forme d'aile et pétaloïdes : la corolle est réduite à 3 pièces dont la médiane en forme de carène se termine par des appendices laciniés; les 8 étamines sont soudées par leur filet et à la corolle; les anthères sont poricides : le fruit à 2 carpelles uniovulés est une capsule loculicide.

Les *Quillajacées* (4 espèces de Quillaja) sont des arbres de l'Amérique du sud, dont le bois dit « de Panama » est riche en saponine.

ROSALES

Les Rosales (9 familles, près de 7 000 espèces), outre les *Rosacées*, regroupent les *Rhamnacées*, les *Urticacées-Moracées-Cannabacées*), les *Eléagnacées* …

Rosacées[99]

Généralités

Les *Rosacées* (3 000 espèces) habitent sensiblement *toutes les contrées du monde* mais sont surtout abondantes dans les régions tempérées de l'hémisphère Nord. La flore de France en compte de nombreux représentants.

La *diversité* végétative et florale des *Rosacées*, famille par enchaînement, est remarquable : une Rosacée peut ne pas se reconnaître de prime abord.

Cette famille est enfin remarquable par la grande *diversité* du fruit. Elle occupe une large place sur les étalages des fruits alimentaires, au verger mais aussi dans nos jardins pour ses qualités ornementales.

On peut considérer les *Rosacées* comme un excellent *type moyen* de Triporées.

Appareil végétatif

Les *Rosacées* comprennent toutes les formes végétatives possibles : certaines sont herbacées comme les Fraisiers (fig. 11.38), remarquables par leurs *tiges rampantes ou stolons*; d'autres sont des arbustes comme les Rosiers, les Ronces, les Framboisiers. Leurs poils épidermiques, massifs et lignifiés, sont transformés en aiguillons crochus et piquants. Cette nature épidermique est facilement vérifiable : les aiguillons se détachent facilement de la tige, en entraînant souvent des lambeaux d'épiderme.

Enfin, beaucoup de *Rosacées* sont des arbres, tels les Cerisiers, Pruniers (dont une espèce, le *Prunus laurocerasus* ou Laurier-cerise (fig. 11.36), est utilisée en pharmacie), Pêchers, Pommiers, Poiriers. Ces arbres fournissent les principaux fruits des régions tempérées. Certains de leurs *rameaux* se transforment fréquemment en *épines*.

Les *feuilles* sont toujours *alternes* et *stipulées*. Primitivement, elles sont composées, imparipennées, avec des folioles dentées (parfois, alternativement grandes et petites : Reine de prés, Aigremoine).

99. Du genre *Rosa*, Rose.





Fig. 11.36.
Laurier-cerise, fragment de rameau florifère ; au dessus, rameau fructifère.

Puis deux évolutions sont possibles (fig. 11.37) :

- *confluence des folioles entre elles*. Ce cas est très net chez les Sorbiers où l'on assiste à cette transformation ;
- *réduction à trois folioles*, comme chez le Fraisier, ou même à une, comme chez la majorité des arbres fruitiers : Prunier, Cerisier, Pommier.

Par *détournement évolutif* des folioles de 3e et 4e ordre peuvent naître sur les deux folioles latérales ; conduisant à une disposition digitée (Potentille) qui peut d'ailleurs devenir ultérieurement gamofoliolée (Alchémille).

Appareil reproducteur

La fleur

Elles sont disposées en grappes, ou en formes dérivées de la grappe comme l'épi des Aigremoines, ou le corymbe des Poiriers et des Pommiers.

Leur formule est :

5S, 5P, n x5E, 5C indépendants

L'origine quinconciale du calice est bien visible chez les Églantiers ; la présence de barbules (fig. 11.37) montre qu'il y a eu sépalisation des bractées.

Au calice s'adjoint souvent un second calice ou calicule (ex. : Fraisier, fig. 11.38).

- *La corolle*, régulière, est de type rosacé.
- *Les étamines* sont assez souvent au nombre de vingt (chez les Pommiers, Poiriers, Pruniers, par exemple), mais peuvent être, *par évolution*, plus nombreuses *comme chez la majorité des Rosacées* (environ 40 chez les Cerisiers, 100 chez les Rosiers…).
- Les carpelles sont primitivement au nombre de 5 et pluriovulés, *mais le réceptacle floral*, soit en se creusant (il forme ainsi une coupe profonde), soit en se bombant en thalamus entraîne une augmentation du nombre des carpelles, qui occupent toute la place offerte au gynécée (fig. 10.5).

Parallèlement à l'augmentation de leur nombre, les carpelles deviennent pauciovulés (un ou deux ovules) ; les fruits qui en proviennent seront *des akènes*

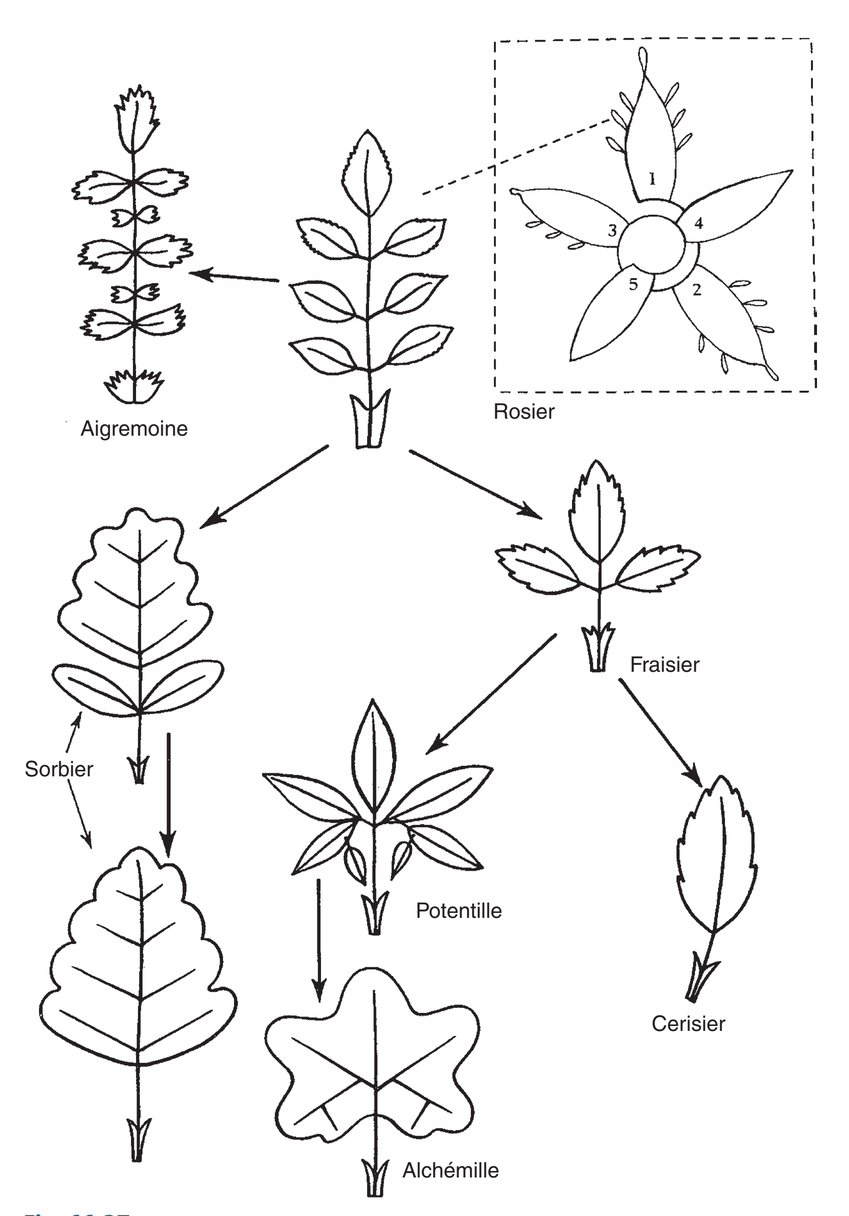


Fig. 11.37.

La feuille chez les Rosacées.

Schémas traduisant l'évolution. On connaît une mutation du Fraisier, *Fragaria vesca var. monophylla*, qui ne possède plus qu'une foliole. En médaillon, les sépales de la fleur des Rosiers à préfloraison quinconciale : les sépales 1, 2 et 3, les plus externes possèdent encore des « barbules », vestiges des folioles latérales.





Fig. 11.38.
Fraisier.
A : fleur et fruit. B : face inférieure de la fleur montrant le calicule, les sépales et les pétales*;* chez les Malvacées, nous verrons aussi un calicule, formé de 3, 6, 9 pièces : nous l'expliquerons par la sépalisation des bractées les plus proches de la fleur. *Ici*, les sépalules sont toujours en même nombre que les sépales et l'origine de ce calicule est stipulaire : les 10 stipules des sépales se soudent deux à deux.

ou des drupes (dans le cas où il y a deux ovules, comme chez les arbres à noyaux [Cerisiers, Amandiers…], un seul ovule est fertile[100]).

De plus, par évolution, chez quelques groupes, les carpelles peuvent :

- prendre une forme très *courte, ramassée*, dite à style *gynobasique* (ex. : Fraisiers) ; dans ce cas, le style semble partir de la base de l'ovaire ;
- ou se souder à la coupe florale par un passage à l'ovaire infère : les carpelles, alors peu nombreux (cinq en général), deviennent *plus ou moins concrescents* entre eux (chez les Poiriers, les styles sont encore libres ; ils sont soudés chez les Pommiers).

Enfin, tout un ensemble d'espèces est caractérisé par la tendance au groupement des fleurs en grappe ou épis, très serrés, simulant parfois des capitules (Aigremoine, Pimprenelle…). Ce phénomène s'accompagne alors – tout comme ce que nous avons vu chez les *Euphorbiacées* de la réduction des pièces florales[101] : perte des pétales ; étamines réduites à 15, 10, 5, 4 (dans ce cas la fleur devient tétramère), voire à une ; carpelles réduits à deux ou un.

Le fruit

La nature du fruit *dépend étroitement de la structure du réceptacle floral* (fig. 11.39).

1. ***Le réceptacle est plan ou légèrement concave*** – Les cinq carpelles, pluriovulés, engendrent à maturité cinq follicules. C'est le cas des Spirées et alliées.

100. Chez l'Amandier, lorsque l'avortement n'a pas lieu, on trouve des amandes jumelles à l'origine du jeu « Bonjour Philippine ».
101. Chez les Alchémilles et les Sanguisorbes, à l'apétalie s'ajoute la tétramérie des fleurs.

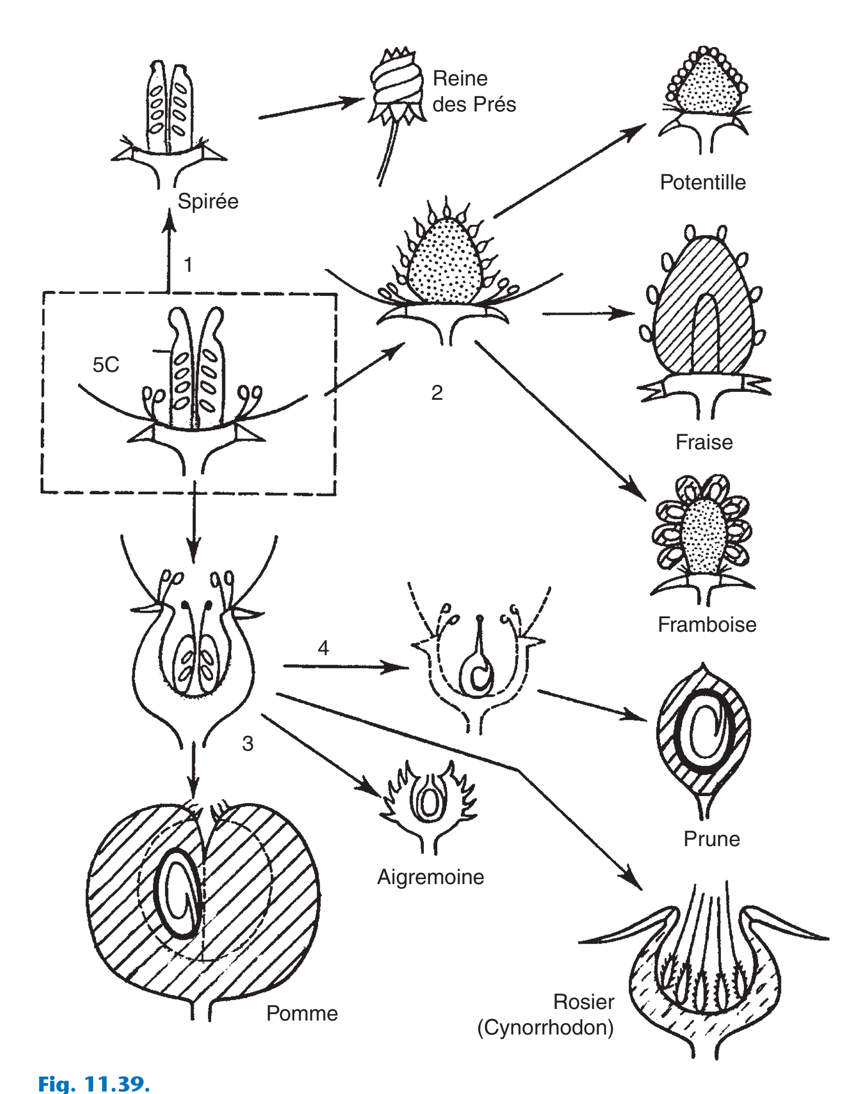


Fig. 11.39.
La fleur et le fruit chez les Rosacées.
Le thalamus est figuré en pointillés ; les traits obliques indiquent la succulence ; les chiffres renvoient au texte.

Chez la *Reine des prés*, espèce de nos régions, les carpelles ne contiennent que deux ovules dont un avorte : les fruits, uniséminés, sont des akènes contournés en spirale. On observe ainsi une augmentation du nombre des carpelles (on en trouve de 5 à 9) *compensant* la diminution de celui des graines.

Cette évolution se confirme chez les autres groupes où le fruit est soit un akène, soit une drupe[102].

2. ***La partie femelle du réceptacle se bombe en thalamus*** :

- *les fruits sont des akènes*. Le thalamus reste sec chez les Potentilles, la Benoîte, il devient charnu dans le cas des Fraisiers[104];
- *les fruits sont des petites drupes ou drupéoles :*
  - c'est le cas du Framboisier,
  - le thalamus reste sec : c'est l'ensemble des drupéoles ici plus ou moins concrescentes entre elles qui est comestible (chez le Roncier, la soudure des drupéoles est encore imparfaite).

3. ***La partie femelle du réceptacle est creusée en coupe*** :

- les fruits sont des akènes : poilus et très nombreux chez les Églantiers où le réceptacle devient charnu et rouge (*cynorrhodon*), peu nombreux chez l'Aigremoine où le réceptacle, réduit, reste membraneux ;
- les fruits sont des drupes : ils seront donc volumineux à maturité et le nombre des carpelles est réduit.

Chez les Pommiers et les Poiriers, les 5 drupes proviennent de 5 carpelles, plus ou moins soudés latéralement et concrescents au réceptacle ; elles sont donc, elles aussi, soudées entre elles et avec le réceptacle : les parties comestibles de la pomme et de la poire sont formées par la partie externe et charnue des drupes et surtout par le réceptacle devenu également charnu (au sommet du « fruit », on retrouve les restes, fanés, des sépales, pétales et étamines).

Les noyaux sont rarement ligneux, comme chez le Néflier ou l'Aubépine, mais, généralement, simplement parcheminés et les parties les plus dures du fruit correspondent aux téguments des graines appelées ici communément « pépins[104] ».

4. ***La coupe devient caduque chez tous les* Prunus** et, de façon générale, chez les *Rosacées* à noyau dont la fleur ne comporte qu'un seul carpelle. La drupe est *nue à maturité* et, au sommet d'une pêche, d'une cerise, on ne retrouve pas les restes des sépales, pétales et étamines, mais simplement la trace de l'insertion du style. La dépression longitudinale de ces fruits correspond à la ligne de suture du carpelle. La drupe à maturité est parfois très peu charnue comme chez les Amandiers.

Principales espèces

Nous avons déjà cité les principales espèces au cours de notre étude. De nombreuses espèces sont cultivées comme plante d'ornement (Rosiers, Cotonéasters, Corète)… et surtout comme arbres fruitiers.

Le Prunier d'Afrique, une des rares *Rosacées* tropicales, est utilisé dans l'adénome de la prostate.

---

102. Ces fruits sont très voisins, l'un sec, l'autre charnu (*cf.* généralités sur les fruits).
103. Le « fruit », appelé fraise est formé par un volumineux thalamus charnu portant de nombreux akènes.
104. Le terme « pépin » est généralement réservé aux graines contenues dans des baies (ex. : pépins de raisin, pépins d'orange…) ; celui d'amande aux graines contenues dans un noyau. À l'origine, les pépiniéristes semaient surtout des arbres à pépins.

L'huile extraite des graines de l'Amandier (huile d'amandes douces) et celle obtenue à partir de plusieurs Rosacées à noyaux (huile de noyaux), sont inscrites à la pharmacopée.

Les *Rhamnacées* comprennent 950 espèces. Le Nerprun (*Rhamnus cathartica*) intéresse le pharmacien pour les propriétés laxatives des « baies » – en réalité des drupes – il en est de même de l'écorce de Bourdaine (*Frangula alnus*, fig. 11.40).

Les *Urticacées* (1 650 espèces dont les Orties et les Ramies), *Moracées,* (1 150 espèces dont les Figuiers et les Mûriers), *Cannabacées* (80 espèces dont les Micocouliers qui ombragent les places provençales), *Ulmacées* (50 espèces dont les Ormes) forment un ensemble homogène, autrefois appelé Urticales (fig. 11.40).

Certaines espèces se sont adaptées aux régions tempérées, comme les Ormes, Orties, Chanvre, Houblon… mais la majorité appartiennent aux régions chaudes : Figuier, Arbre à pain, Chanvre indien (*Cannabis indica*).

Les espèces sont dioïques (Ortie, Chanvre, Houblon) ou monoïques. Les fleurs, apétales, souvent tétramères (4S, 4E), sont *groupées en inflorescences condensées* facilitant la pollinisation par le vent ; l'ovaire, formé de deux ou un seul carpelle est toujours uniloculaire et uniovulé ; le fruit est un *akène* (une samare chez l'Orme), plus rarement une petite drupe (Mûrier). Chez les *Moracées*, les fruits d'une même inflorescence *s'agrègent souvent entre eux* et avec les axes floraux épaissis en forme de massue (mûre du Mûrier[105], fruit de l'Arbre à pain) ou en forme d'urne (figue) pour former une infrutescence.

Le genre Figuier comprend 850 espèces de *Ficus*. Le Figuier commun, indigène des régions méditerranéennes, produit les figues, riches en vitamines A, B et C. Le Figuier étrangleur, asiatique, par le biais de racines adventives développées à partir des branches, est un terrible envahisseur.

Les feuilles du Mûrier blanc (*Morus alba*) servent à l'élevage des vers à soie.

Le Chanvre (*Cannabis sativa*), une Cannabacée, est utilisée pour ses fibres libériennes textiles et pour ses akènes, le chènevis ; le Chanvre indien (*Cannabis indica*) produit une résine a propriétés stupéfiantes : haschich, marijuana, cannabis… La Ramie, une Urticacée, est également employée pour ses fibres textiles.

Le Houblon, herbe à tige volubile proche du Chanvre donne son amertume à la bière.

Les *Éléagnacées* (45 espèces des lieux secs) comprennent les Argousiers aux fruits riches en vitamine C et dont les racines fixent l'azote atmosphérique par une symbiose avec des Actinomycètes.

FAGALES

Les Fagales (7 familles, 1 300 espèces), arborescentes comprennent les *Bétulacées-Fagacées* et les familles affines, *Juglandacées*…

Fagacées et Bétulacées

Généralités

Les Fagacées (7 genres, 970 espèces) et les Bétulacées (6 genres, 140 espèces) regroupent les espèces dominantes des *forêts américaines et eurasiennes des régions tempérées et froides* de l'hémisphère nord : chez les *Fagacées* : Chênes (530 espèces), Hêtres[106], Châtaigniers ; chez les *Bétulacées* : Charmes, Bouleaux,

105. La mûre du Mûrier résulte d'une inflorescence et non d'une seule fleur comme dans le cas de la mûre du Roncier, *Rubus* (Rosacées) ; celle du Mûrier noir est comestible.

106. Les *Nothofagus* ou Hêtres antarctiques (34 espèces d'Amérique du Sud et d'Océanie tempérée), forment maintenant une famille séparée, les *Nothofagacées.*

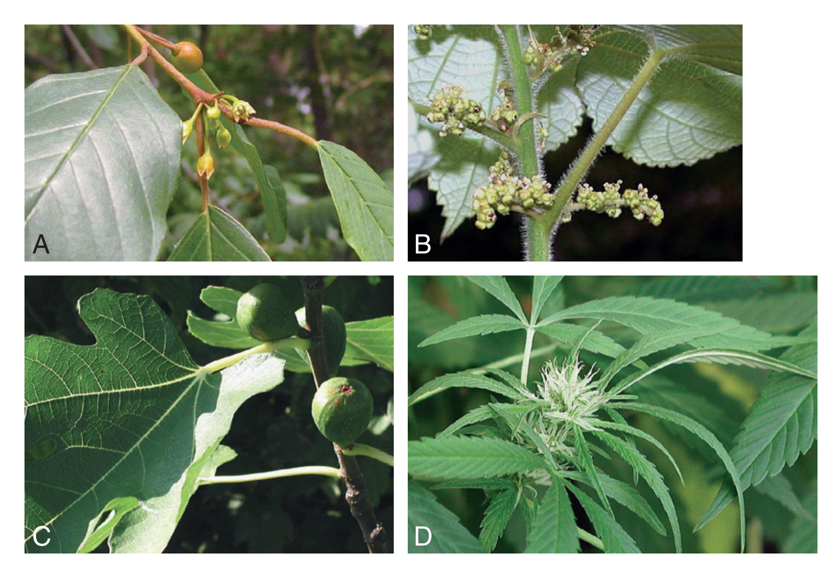


Fig. 11.40.
Rosales.
A : rameau de Bourdaine fleuri avec un fruit. B : Ramie, Urticacée textile à feuilles alternes. C : Figuier : rameau fructifère avec sycone (figue). D : sommité fleurie femelle de Chanvre.

Noisetiers, Aulnes… Pour les forestiers ils constituent la plupart[107] des feuillus, arbres à feuilles isolées et caduques[108] par opposition aux résineux à feuillage persistant. Leur biomasse est à peine inférieure à celle des Conifères.

Des fossiles de *Fagacées* ont été trouvés depuis le milieu du Crétacé, soit il y a 90 millions d'années. Apparues sous un climat plus chaud qu'aujourd'hui, les *Fagacées* ont migré ensuite vers les pôles. Leurs racines forment des ectomycorhizes avec des champignons à hyphes. Les Aulnes fixent l'azote atmosphérique par symbiose avec un Actinomycète. Leur ancienneté explique certains traits archaïques :

- lors de la fécondation, le tube pollinique n'entre pas dans l'ovule par son micropyle (ce qui est le cas général) mais latéralement ou même à sa base ;
- les éléments du bois possèdent encore des perforations de type scalariforme ;
- les fleurs sont construites sur un type 3 (ou 2) ;
- leurs graines, comme celles des pays tropicaux, ne supportent pas la dessication.

---

107. Les Merisiers (*Rosacées*), les Tilleuls (*Malvacées*) et les Érables (Sapindacées) sont des exemples de feuillus de nos régions n'appartenant pas aux Fagacées.
108. Certaines espèces gardent leurs feuilles en hiver, comme les Chênes verts des régions méditerranéennes.

Appareil reproducteur

Les fleurs unisexuées ont un périanthe nul ou réduit, entouré de bractées sépaloïdes. Les fleurs mâles ont 2 à 4 étamines, parfois plus (jusqu'à 40 par multiplication secondaire, liée à l'anémogamie[109]); les fleurs femelles ont 2 à 6 carpelles soudés formant un ovaire infère.

Les fleurs des Fagales sont groupées en *cymes bipares triflores* très contractées, elles-mêmes portées par des *chatons* allongés (fig. 11.41 et fig. 11.42). Le chaton est en général un épi pendant portant des fleurs unisexuées.

Trois points sont aussitôt à retenir :

1. Faute de place, les fleurs de rang (3) n'apparaissent jamais. Leur emplacement est cependant marqué par 4 bractées. La cyme entière comprend donc 3 fleurs et 7 bractées mais très souvent :
   - les bractées de rang (3) avortent;
   - la cyme est réduite soit à la fleur centrale (Chêne…) soit aux deux fleurs latérales (Noisetier…).
2. Les chatons mâles comprennent un très grand nombre de fleurs et ont ainsi l'aspect d'épi cylindrique souple et pendant, très favorable à la pollinisation par le vent. Les chatons femelles sont souvent à une (Chêne) ou quelques

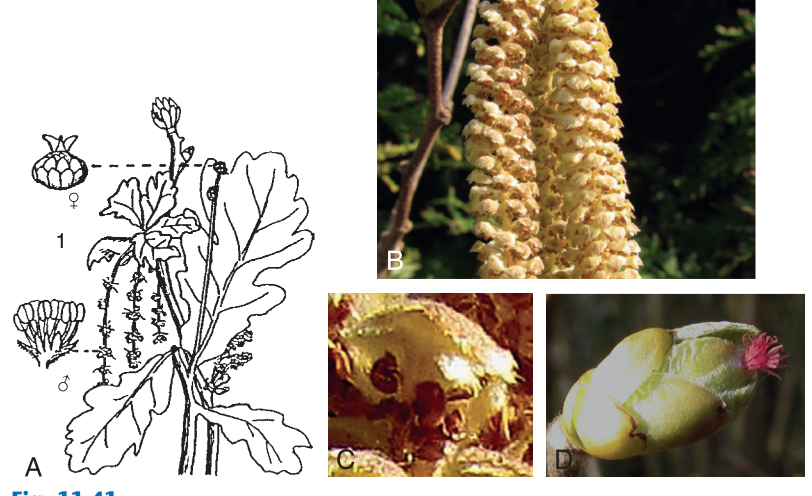


Fig. 11.41.
Exemples de chatons (appelés amentums) chez les Fagacées (Chêne rouvre) et chez les Bétulacées (Noisetier).
A : rameau mâle (à gauche) et femelle (à droite) du *Chêne* et détail des fleurs mâles et femelles. B : chatons mâles du *Noisetier*. C : détail de la cyme mâle. D : chaton femelle constitué de deux fleurs femelles (seulement visibles par leurs stigmates, rouges et protégées par les différentes bractées vertes sur la photo.

109. Les espèces anémophiles produisent beaucoup de pollen. Les pollinoses sont des allergies respiratoires dues aux pollens anémophiles.

fleurs (Noisetier) et très contractés (fig. 11.41). Les inflorescences apparaissent avant les feuilles, lesquelles gêneraient la pollinisation par le vent.

Chez le Châtaignier, les chatons dressés, odorants, entomogames, souvent hermaphrodites, à tépales colorés en blanc, sont les témoins de la pollinisation primitivement entomophile de la famille.

3. Après la fécondation, les bractées des chatons femelles, peuvent persister, s'accroître et devenir :

- soit des *écailles qui restent attachées* à l'axe de l'épi (chez l'Aulne, par exemple : l'ensemble prend l'aspect d'une petite pomme de Pin) ou tombent *en même temps* que le fruit (chez le Bouleau, il se forme une écaille trilobée);
- soit se souder au fruit ou l'envelopper à maturité (ex. : noisette, gland…, *cf.* fig. 11.42).

Les *fruits* sont des *akènes*.

Chez le Bouleau, les parois de l'akène différencient une aile circulaire : on dit que l'on a une *samare*.

Chez le Noisetier, la paroi de l'akène est osseuse, on dit que c'est une *nucule*.

Samares et nucules ne sont que des variations de l'akène.

Si dans un akène il n'y a, par définition, qu'une cavité et qu'une seule graine, l'ovaire qui a donné naissance à l'akène n'est pas forcément uniovulé et uniloculaire (*cf. généralités sur les fruits*, p. 77).

- Ainsi chez les *Aulnes*, *Bouleaux*, *Noisetiers*, *Charmes*, l'ovaire est divisé (quoique parfois incomplètement) en *deux loges uniovulées*; un ovule et une loge avortent.
- Chez les *Hêtres et les Chênes*, l'ovaire a *trois loges biovulées*, donc six ovules; cinq ovules et deux loges avortent.
- Chez le *Châtaignier* enfin, plante la moins évoluée, il y a *six loges biovulées* : 11 ovules et 5 loges avortent.

Les bractées du chaton s'accroissent souvent après la fécondation et même se soudent au fruit partiellement ou totalement (fig. 11.42) :

- chez le *Noisetier*, où seules les fleurs latérales sont présentes, les bractées de (2) et de (3), s'unissent en formant une enveloppe tubuleuse, laciniée;
- chez le *Charme*, le même phénomène se produit, mais ici l'enveloppe est fendue en avant et se termine par une lame plane trilobée; les deux fruits sont indépendants, non réunis à la base comme chez les noisettes;
- chez le *Châtaignier*, où les trois fleurs sont présentes, les 4 bractées de (3) s'unissent pour former une enveloppe épineuse s'ouvrant par 4 valves : c'est la bogue contenant trois châtaignes. En arboriculture, on sélectionne des variétés où, sur les trois fleurs, deux avortent : la châtaigne – improprement appelée « marron » – est ainsi plus grosse et comestible;
- chez le *Hêtre*, le même phénomène se produit, mais ici l'inflorescence est limitée aux deux fleurs latérales : l'enveloppe épineuse, toujours à quatre valves, contient alors deux akènes ou *faînes*;
- enfin chez le *Chêne*, il n'y a plus que la fleur centrale : les 4 bractées de (3) se soudent en une cupule écailleuse ou striée enchâssant à sa base l'akène appelé ici *gland*.

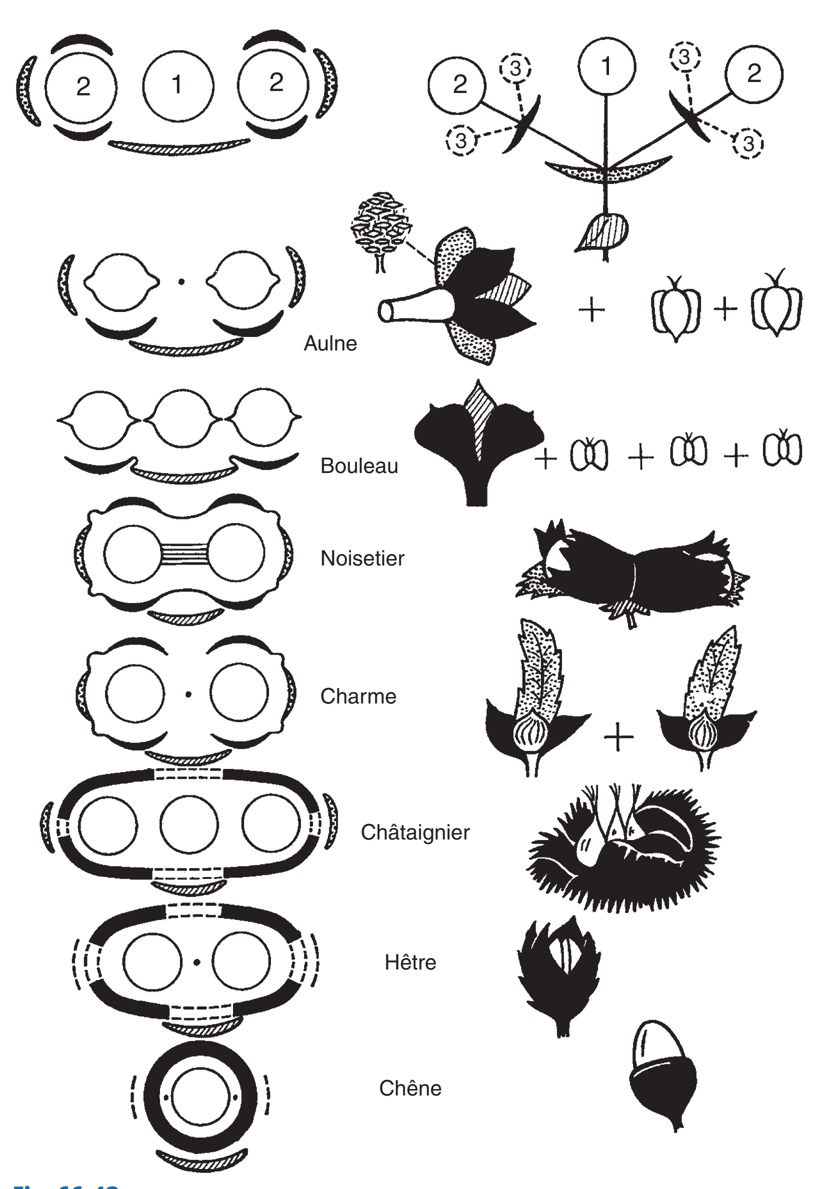


Fig. 11.42.
L'inflorescence et les fruits chez les Fagacées (Chêne à Châtaignier) – Bétulacées (Charme à Aulne).

Les *Casuarinacées* comprennent une soixantaine d'espèces d'arbres australiens et asiatiques dont les Filaos. Ce sont des Fagales qui se sont adaptées à des conditions de sécheresse extrêmes, ce qui se traduit par un aspect particulier, rappelant celui des Éphèdres avec tiges cylindriques et feuilles réduites à une collerette entourant chaque entre nœud. Leur adaptation aux sols pauvres et secs est facilitée par la fixation symbiotique d'azote atmosphérique et les Filaos sont très utilisés pour reverdir dunes et déserts tropicaux.

Les *Juglandacées* comprennent une cinquantaine d'espèces (Noyer, Pécan…). Ce sont de grands arbres des régions tempérées et subtropicales à *feuilles composées pennées*. Chez le Noyer, les fleurs mâles sont en chatons pendants, les fleurs femelles par deux, le fruit est une *drupe déhiscente*, elle provient de deux carpelles « ouverts » mais dont les placentas très proéminents se soudent au centre en une colonne placentaire portant au sommet un seul ovule. Lors de la maturation, les deux cotylédons de la graine – qui est exalbuminée comme chez les *Fagacées-Bétulacées* – se développent de part et d'autre de la cloison placentaire tandis que secondairement et perpendiculairement à cette dernière apparaît une seconde fausse cloison : il en résulte les *cotylédons plurilobés* de la noix (fig. 11.43). Le caractère déhiscent de la drupe est remarquable ; il est, en effet, tout à fait exceptionnel. À maturité, la partie charnue du fruit ou brou se déchire, la noix tombe, puis, au moment de la germination, le noyau (ce que l'on appelle la coque) s'ouvre en deux valves, *le long des nervures des carpelles (déhiscence loculicide)*.

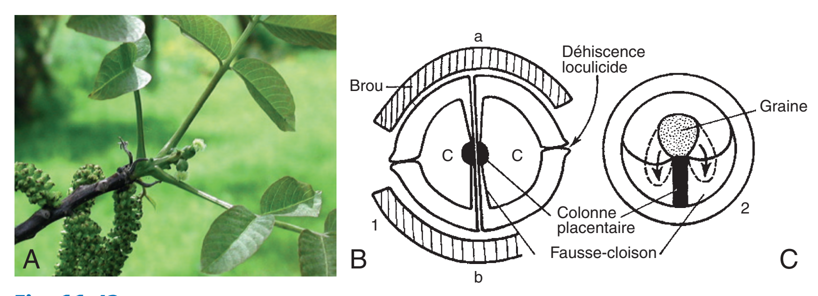


Fig. 11.43.
La noix du Noyer.
A : rameau feuillé avec chatons mâles multiflores et « chaton » femelle réduit à deux fleurs nues. B : coupe transversale de la noix montrant les deux carpelles « ouverts », *c*, les placentas hypertrophiés, la déhiscence loculicide qui se réalise au niveau des nervures des carpelles. C : coupe longitudinale selon *ab*, mettant en évidence le fait que la première cloison soudée, au centre, en colonne placentaire n'occupe que la partie basale du fruit ; une seconde fausse cloison située perpendiculairement à la première n'apparaît pas sur le schéma.

CUCURBITALES

Les Cucurbitales (6 familles, près de 2 400 espèces), comprennent notamment les *Cucurbitacées* et les *Bégoniacées*.

Cet ordre forme un clade avec les Fagales malgré de grandes différences d'aspect ; on peut y relever quelques traits communs avec les Fagales : l'absence d'albumen, les fleurs unisexuées monoïques, l'ovaire infère et la présence d'acide férulique.

Cucurbitacées

Généralités

Les Cucurbitacées comprennent 940 espèces surtout réparties dans les régions *chaudes*.

C'est la famille de la Courge (*Cucurbita*, en latin) mais aussi de la Courgette, de la Citrouille, de la Pastèque, du Potiron, du Melon, du Concombre (fig. 11.44)…

En herborisation, nous rencontrerons fréquemment la Bryone dioïque qui est un bon exemple de cette famille très caractéristique.

Appareil végétatif

Ce sont des *plantes herbacées* (exceptionnellement des arbrisseaux) annuelles ou vivaces, à tige rampante ou grimpante par des vrilles opposées aux feuilles, s'enroulant dans un sens, puis dans l'autre.

Les feuilles sont isolées à limbe généralement plus ou moins lobé. Celles de la Bryone doivent leur rugosité à la présence de cystolithes, fréquents dans la famille. La présence de phloème interne à la périphérie de la moelle[110] est un caractère remarquable.

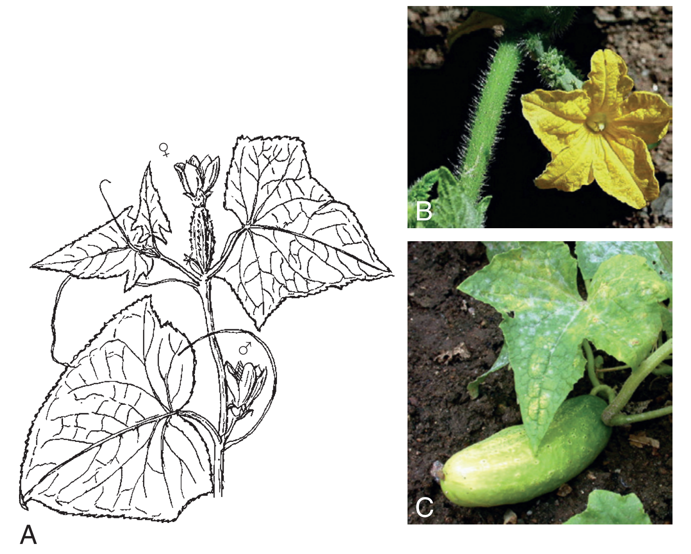


Fig. 11.44.
Concombre.
A : rameau florifère. Remarquer l'ovaire infère de la fleur femelle. B : fleur femelle. C : fruit résultant d'un ovaire infère (surmonté des restes du périanthe).

110. Ce phloème supplémentaire assure la conduction, ici montante, de sève élaborée des feuilles productrices vers les fruits (souvent volumineux) en formation.

Appareil reproducteur

Inflorescence et fleurs

Les fleurs, régulières, à pétales généralement plus ou moins soudés à la base, sont *unisexuées* et disposées en cyme (parfois réduite à une fleur). *Les fleurs mâles et les fleurs femelles* sont portées par le même pied ou plus rarement par des pieds différents (Bryone dioïque), mais les *Cucurbitacées* dérivent d'ancêtres à fleurs complètes comme le montrent les traces de gynécée très souvent rencontrées au centre de la fleur mâle et la présence de quelques espèces à fleurs hermaphrodites.

- *Fleur mâle : les 5 étamines indépendantes de la corolle n'ont qu'une loge* : ce sont donc des demi-étamines; leur fente est plus ou moins sinueuse et elles se soudent curieusement de façon à reconstituer deux étamines et demi (fig. 11.45).
- *Fleur femelle* : les trois carpelles (parfois cinq) sont soudés au réceptacle (ovaire infère), pluriovulés et « ouverts », donc à *placentation pariétale*; mais les placentas, très proéminents et réfléchis vers le centre de la cavité ovarienne, simulent une *placentation axiale* (fig. 11.46).

Le fruit

Le fruit est généralement une baie durcie à l'extérieur ou *péponide* qui peut atteindre des dimentions énormes (Citrouille) :

- la paroi externe ou *péricarpe* est fortement épaissie, cutinisée en surface[111], charnue au-dessous de l'écorce (cette partie charnue est comestible chez les Melons, Pastèques…);

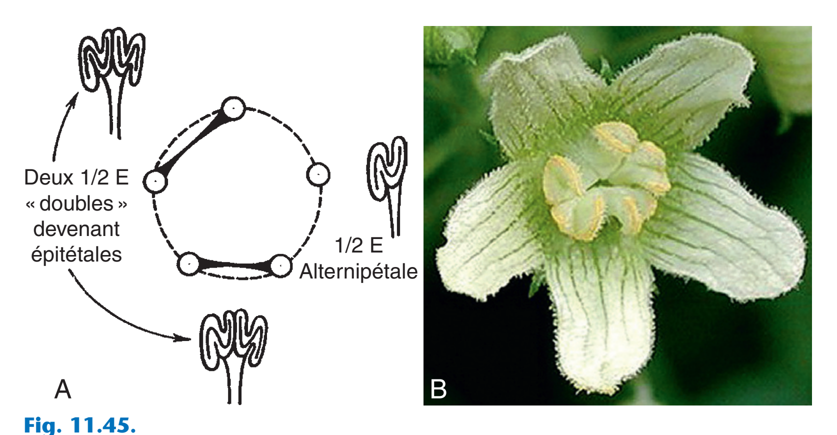


Fig. 11.45.
La soudure des étamines chez les Cucurbitacées.
Chaque étamine « double » résulte de la soudure des filets de deux étamines voisines ne possédant qu'une loge d'anthère (« demi-étamine »); une pièce reste libre; de plus les anthères sont contournées et leurs fentes de déhiscence sont sinueuses.

111. Parfois ligneux (Calebasse, Gourde des Pèlerins…)

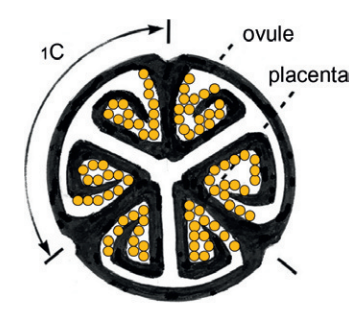


Fig. 11.46.
Coupe transversale d'un ovaire de Cucurbitacée montrant les placentas volumineux qui, lorsqu'ils vont atteindre la paroi, se courbent vers l'intérieur, leurs extrémités portant de nombreux ovules.

- la pulpe centrale plus ou moins liquide est formée par les placentas hypertrophiés : elle contient les graines.

Principales variations

Les *Cucurbitacées* sont remarquables par la présence de nombreux termes de passages entre les espèces les moins évoluées et celles qui sont surévoluées.

Ainsi les espèces les plus primitives ont une corolle dialypétale et les placentas, à l'intérieur de la cavité ovarienne (résultant de la soudure des 5 carpelles), sont peu proéminents.

Les cinq étamines sont encore libres : leurs anthères possèdent quatre sacs polliniques normaux ou sont déjà réduites à deux sacs (demi-étamines), mais, dans les deux cas, les fentes de déhiscence sont normales et non sinueuses.

- Le type moyen est représenté par la Bryone : pétales soudés ; placentas très proéminents et réfléchis vers le centre de l'ovaire ; concrescence des cinq demi-étamines en deux étamines et demi (à fentes de déhiscence sinueuses).
- Chez les espèces surévoluées, les cinq demi-étamines sont soudées entièrement par leurs filets et leurs anthères et, à la limite, il peut exister qu'une seule fente de déhiscence circulaire pour tout l'androcée.

Les *Bégoniacées* (1 400 espèces tropicales la plupart appartenant au genre Bégonia) sont des herbes charnues proches des *Cucurbitacées*. Une partie des espèces possède des carpelles ouverts (placentation pariétale comme les *Cucurbitacées*. Sous les tropiques, les Bégonias sont souvent des plantes d'ombre, ce qui en fait de belles plantes d'appartement appréciées à la fois pour leur feuillage décoratif et pour leurs fleurs blanches, roses ou rouges.

Malvidées

Les Malvidées, aussi appelées Eurosidées II, rassemblent deux clades, l'un réunissant les Myrtales et les Géraniales, l'autre réunissant successivement différents ordres dont les Sapindales, les Malvales et les Brassicales (fig. 11.17).

MYRTALES

Les Myrtales (12 700 espèces) sont un groupe surtout austral ou tropical ; ce sont généralement des arbres et des arbustes, moins souvent des plantes herbacées aux feuilles généralement *opposées* et simples et à ovaire *infère*.

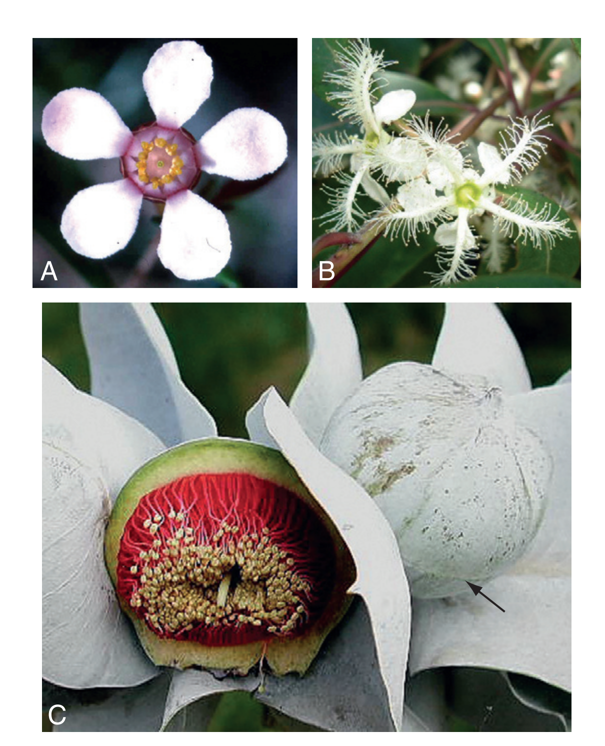


Fig. 11.47.
Myrtacées : passage de la diplostémonie à la méristémonie.
A; type primitif à 10 étamines. B : il ne reste que 5 étamines épipétales (post-obdiplostémonie) se divisant. C : *Eucalyptus*, méristémone; à la floraison, tout le périanthe saute comme un couvercle selon la ligne indiquée par la flèche.

La diplostémonie de l'androcée est souvent masquée par une *méristémonie* secondaire (fig. 11.47).

Plusieurs espèces de *Myrtacées* (5 500 espèces) intéressent le pharmacien par leurs essences contenues dans des poches sécrétrices *schizogènes*[112] :

- les Eucalyptus[113] (680 espèces, fig. 11.47) sont souvent originaires d'Australie comme de nombreuses autres Myrtacées. Certaines espèces peuvent dépasser[114] 100 mètres de haut (ce sont les Angiospermes les plus hautes) et sont d'excellents bois de construction. L'essence d'Eucalyptus est obtenue par distillation d'*Eucalyptus globulus*;

112. Ces poches résultent de la multiplication et du seul écartement des cellules à l'origine de la poche (*cf.* note p. 188).
113. Les fleurs d'Eucalyptus s'ouvrent d'une manière singulière (fig. 11.47) : l'opercule qui recouvre les nombreuses étamines, formé du périanthe soudé, saute comme couvercle, d'où le nom *Eu* (bien) *Calyptus* (capuchon).
114. Les plus hauts Eucalyptus actuels poussent en Tasmanie. Dans la forêt intacte, des spécimens de 130 mètres furent abattus au XIX[e] siècle.

- le Giroflier (*Eugenia caryophyllata*) est originaire des îles de la Sonde ; l'essence de Girofle est retirée des boutons floraux dits « clous de girofle » ; le genre *Eugenia* est encore plus vaste que le précédent, avec 980 espèces surtout d'Amérique tropicale ;
- la distillation des feuilles de *Melaleuca*, arbre à écorce blanche caractéristique de la Nouvelle-Calédonie, donne l'essence de Niaouli ;
- la Myrte[115] (*Myrtus communis*) est un arbuste méditerranéen à petites feuilles aromatiques. C'est la seule[116] Myrtacée européenne.

  C'est également dans l'ordre des Myrtales que l'on range :
- les *Mélastomatacées*[117] importante famille tropicale de 5150 espèces (fig. 11.48), proches des *Myrtacées* mais dépourvues d'appareil sécréteur et

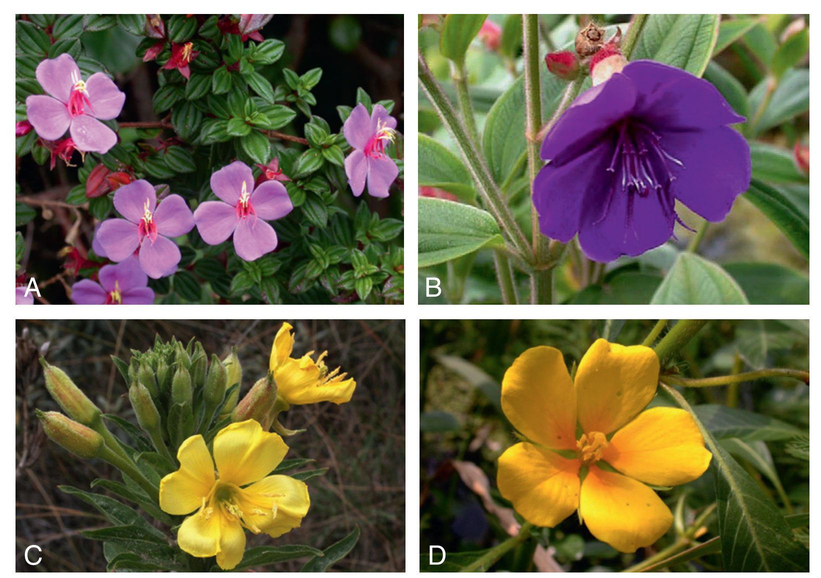


Fig. 11.48.

Mélastomatacées (A : *Monochaetum* et B : *Tibouchina*) et Onagracées (C : Onagre et D : Jussiée, espèce invasive dans nos marais).

Les deux familles, assez prosches, présentent des feuilles souvent opposées, simples. Les fleurs sont de type 4 ou 5, l'androcée est diplostémone et l'ovaire, infère est isomère. Les Mélastomatacées sont souvent des arbustes tropicaux à anthères dimorphes. Les Onagracées sont souvent des herbacées tempérées à anthères semblables.

---

115. La cour des Myrtes de l'Alhambra est célèbre à Grenade.
116. Beaucoup de noms de familles ont été donnés en référence à des espèces européennes pas forcément représentatives des familles, pour des raisons historiques c'est aussi le cas des Orchidacées (en référence à *Orchis*, genre surtout européen, des Rutacées avec *Ruta*, des Iridacées avec *Iris* etc.
117. Les fruits charnus de certaines espèces tachent la bouche de noir, un peu comme les myrtilles, d'où le nom de la famille (*Mela*, noir ; *Stomatos*, bouche)

adaptées à tous les milieux tropicaux. Les grandes corolles à 4 ou 5 pétales souvent roses rendent beaucoup d'espèces très décoratives et certaines, introduites par l'homme, deviennent invasives notamment dans les îles comme à Tahiti ;

- les *Lythracées* (600 espèces) avec les Grenadiers[118] dont le fruit, la grenade, est consommé dans le bassin méditerranéen, la Salicaire, plante du bord des eaux et *Trapa natans*, herbe aquatique dont le fruit, la Châtaigne d'eau, est consommé en Asie, le Henné est un arbuste d'Afrique du Nord utilisé pour ses vertus capillaires, les Lilas des Indes (*Lagerstroemia*) aux floraisons pourprées éclatantes sont des arbres ornementaux dans les climats chauds ;
- les *Onagracées* (650 espèces) avec les Épilobes, les Onagres (fig. 11.101) aux graines riches en acides gras polyinsaturés et les Fuchsia ornementaux ;
- les *Combrétacées* (525 espèces) avec les Kinkéliba à propriétés diurétiques.

GÉRANIALES

Les Géraniales (680 espèces) se limitent à 5 familles dont la plus connue est celle des *Géraniacées*.

Les *Géraniacées* (650 espèces dont les *Geranium* et les *Erodium* (*cf.* fig. 11.2), herbacés, cosmopolites et tempérés, les Pélargoniums, arbustifs, originaires de l'Afrique du Sud…). La fleur présente un androcée obdiplostémone et des glandes nectarifères : les fruits sont des *méricarpes* (*cf.* note p.196).

L'essence de Géranium est tirée d'un Pélargonium hybride appelée parfois Citronnelle à cause de son odeur (nom ambigu !), autrefois très cultivé à La Réunion ; il passe pour repousser les moustiques…

SAPINDALES

Les Sapindales forment un ordre relativement homogène comprenant plus de 5 600 espèces en 9 familles des régions chaudes, ce sont généralement des arbustes ou des arbres à feuilles souvent composées pennées. Les principales familles sont les *Sapindacées*, *Burséracées*, *Anacardiacées*, *Méliacées* et *Rutacées*.

Rutacées

Généralités

Les *Rutacées*[119] comprennent 1 900 espèces ligneuses appartenant aux *pays chauds*.

C'est une famille par *enchaînement* et n'offrant qu'un petit nombre de caractères constants.

Une Rutacée s'identifie cependant avec netteté par son appareil sécréteur constitué de *poches sécrétrices* – d'un type particulier et qui ne sont rencontrées dans aucune autre famille – dites *schizolysigènes*[120].

---

118. Le fruit de la grenade a inspiré la forme des armes de poing du même nom et la ville d'Andalousie.
119. Du genre *Ruta*, Rue.
120. Leur formation résulte à la fois d'un écartement (du grec *schizein*, fendre) et de la multiplication des cellules délimitant la cavité à l'origine de la poche et d'une lyse des cellules les plus internes de celle-ci

Ces poches, toujours très superficielles, sont d'origine épidermique; c'est ce qui explique qu'il suffit d'écraser légèrement une partie molle d'une Rutacée pour qu'une forte odeur d'essence s'en dégage. *Très abondantes sur les feuilles*, elles apparaissent parfois sous forme de points transparents.

Les fleurs possèdent un disque nectarifère *intrastaminal*, c'est-à-dire situé à l'intérieur des étamines sur le réceptacle.

Nous limiterons notre étude à la Rue fétide[121] (fig. 11.49), herbe sous-ligneuse que l'on rencontre à l'état spontané dans le Midi et aux Agrumes (fig. 11.50), arbres de l'Asie des moussons du genre *Citrus*.

Étude de la Rue fétide

La tige est ramifiée, vert pâle; les feuilles sont pennatiséquées et cela d'autant plus que leur niveau d'insertion sur l'axe est plus bas.

Les fleurs sont groupées au sommet de la tige en une cyme composée, dont, seule, la fleur centrale, sans doute de par sa disposition privilégiée, est pentamère. Il y a donc 4 ou 5 sépales, 4 ou 5 pétales; l'androcée, obdiplostémone, comprend deux cycles d'étamines, donc 10 étamines pour la fleur centrale et 8 étamines pour les fleurs périphériques : le gynécée comporte un seul cycle de 4 ou 5 carpelles «fermés», pluriovulés reposant sur un disque nectarifère épais.

La formule florale de la Rue est donc, en ne considérant que la fleur centrale :

$$5S, 5P, (5 + 5)E, 5C$$

Cette formule ne met pas en évidence le caractère assez remarquable des carpelles, qui ne sont soudés entre eux que par leur base et par leur style.





Fig. 11.49.
Rue fétide.
A : partie d'inflorescence (noter que la première fleur de la cyme est de type 5, le suivante de type 4 : c'est un phénomène courant et caractéristique des Rutacées. B : parties de feuilles et fruit (4 follicules).

121. Le Jaborandi (*Pilocarpus*), arbre d'Amérique du Sud apparenté aux Rues, est utilisé en pharmacie pour son alcaloïde, la pilocarpine.

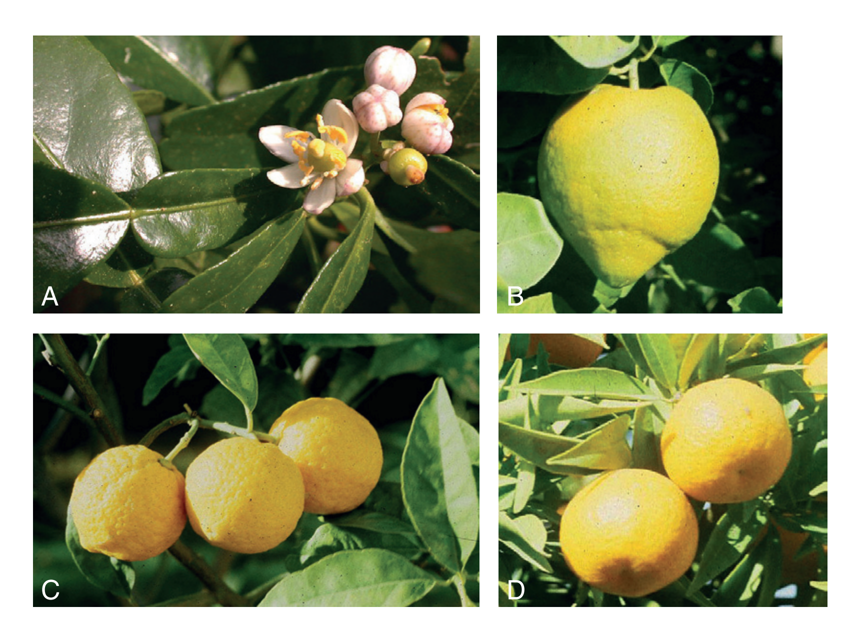


Fig. 11.50.
Les Citrus.
A : rameau florifère de *Combaya* (*C. hystrix*) : remarquer les feuilles au pétiole articulé et aplati, sur lequel, dans d'autres genres, s'insèrent deux autres folioles supplémentaires. B : *Cédratier* (*C. medica*). C : *Bigaradier* ou *Oranger amer* (*C. aurantium*). D : *Mandarinier* (*C. nobilis*).

Les styles et stigmates se fanent après fécondation : les 5 carpelles devenus libres se transforment en 5 follicules[122].

Étude des *Citrus*

Ce sont de petits arbres, souvent épineux, des régions subtropicales de l'Asie du Sud-Est; ils ne furent introduits dans la région méditerranéenne que tardivement.

Malgré la légende des pommes dorées du jardin des Hespérides, les anciens ne connaissaient que le *Cédratier* dont on consomme les fruits une fois confits. Le *Bigaradier* ou Oranger amer fut connu au VIIIe siècle; le *Citronnier* au XIIe, (c'est une race de Cédrat); *l'Oranger* doux au XIVe et les *Mandariniers*, *Pamplemoussiers* au XIXe. Quand au *Clémentinier*, c'est un hybride entre l'Oranger et le Mandarinier obtenu par le père Clément en Algérie, d'où le nom.

- Les *feuilles*, simples en général, sont trifoliées chez les espèces les plus primitives. Dans les deux cas, le pétiole est ailé et articulé (fig. 11.50).

122. En toute rigueur, les follicules dérivent de carpelles indépendants : ce n'est pas le cas ici, où les carpelles sont soudés par leurs styles; aussi parle-t-on souvent de « 5 coques ».

- Les *fleurs* ont 4 ou 5 sépales et 4 ou 5 pétales[123] blancs. L'androcée et le gynécée sont méristémonie : les étamines, nombreuses, sont encore soudées par leur filet en faisceaux comprenant un nombre variable de pièces : les carpelles sont en nombre indéterminé (6 à 12) et entièrement soudés.
- Le *fruit* ou *hespéride*[124] (ou agrume) est une baie (fig. 11.50 et 11.51). Les *parties externes et moyennes de la paroi des carpelles* donnent la « peau » du fruit, appelée encore « écorce » ou « zeste ». Celle-ci comprend, à l'intérieur une *zone spongieuse* blanche et, à l'extérieur, de très nombreuses *poches à essence* colorées en jaune ou en orange par des caroténoïdes. Ces poches sont bien visibles à l'œil nu.

L'épiderme interne des carpelles donne les « quartiers » du fruit : il y en a autant que de carpelles. Cet épiderme devenu plus ou moins membraneux à maturité, émet, lorsque le fruit est encore jeune, des *poils renflés charnus*, qui remplissent chaque quartier : *c'est eux qui forment la pulpe sucrée et comestible*.

Dans *chaque quartier*, on trouve une ou plusieurs graines fixées au placenta axial : ce sont les « pépins ». En les décortiquant on isole, chez l'orange, plusieurs embryons verts dus à un phénomène de *polyembryonie*. Chez les Citrons, on trouve plus normalement un seul embryon blanc (la chlorophylle n'apparaît en effet que chez des organes exposés à la lumière et les embryons chlorophylliens des oranges sont une exception).

Outres leurs utilisations alimentaires en tant qu'agrumes, les Citrus sont aussi des plantes médicinales, utilisée en tisanes (feuilles d'Oranger). Par distillation des fleurs d'Oranger on obtient l'huile de Néroli, l'eau de fleurs d'Oranger étant la fraction aqueuse non évaporée dans l'alambic. Le *curaçao* est une liqueur incolore obtenue par macération des zestes d'orange amère, parfois teintée de bleu de méthylène (curaçao bleu). Les bergamotes sont photosensibilisantes. Le citron est particulièrement riche en vitamine C. Les pomélos, de nature hybride, sont souvent appelés, à tort, pamplemousses; ces derniers atteignent la taille d'un ballon, avec une zone spongieuse très épaisse.

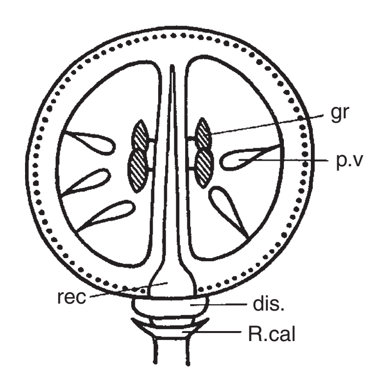


Fig. 11.51.
Coupe longitudinale d'une hespéride.
Gr : graine; *pv* : poil vésiculeux formant la « pulpe » du fruit; *dis* : disque vert; *rec* : réceptacle se prolongeant plus ou moins haut ce qui explique que, dans certains cas, il ait pu se former un deuxième verticille de carpelles qui sont à l'origine d'une rangée de « quartiers supplémentaires » au sommet du fruit : ce phénomène curieux est bien visible chez les oranges de la variété Navel; *r. cal* : reste du calice.

123. Ce phénomène, est assez fréquent chez les Rutacées (*cf.* la Rue).
124. Dans la mythologie grecque, les Hespérides sont des nymphes gardiennes du jardin des Dieux.

L'ordre des *Sapindales* comprend aussi :

Les *Sapindacées* avec 1 450 espèces surtout tropicales; citons le Litchi, petit arbre asiatique; parmi les exceptions des climats tempérés, citons les Marronniers d'Inde, (13 espèces d'*Aesculus*) dont la zygomorphie de la fleur entraîne l'avortement de 3 à 5 des 10 étamines et dont les capsules épineuses renferment 1 à 3 grosses graines utilisées pour leurs propriétés vasoconstrictrices, les Érables (150 espèces d'*Acer*) aux feuilles généralement simples palmatinerves[125] opposées, à fleurs en grappe à 8 étamines seulement par avortement des 2 antéro-postérieures; le fruit est une disamare; l'Érable du Canada produit le sucre d'Érable.

Les *Anacardiacées* (850 espèces) avec les Anacardes (noix de cajou), les Pistachiers et les Manguiers utilisés pour leurs fruits tropicaux. La sève des *Anacardiacées* est fréquemment toxique, voire vésicante : elle provoque alors des éruptions cutanées par simple contact chez le Sumac de Virginie (*Rhus typhina*) et l'Arbre à perruques (*Cotinus*) plantés dans les jardins. En Amérique du Nord, le Sumac grimpant (*Rhus toxicodendron*) mérite son nom de «Poison Ivy» qui évoque à la fois son port (il grimpe aux arbres comme le lierre, «Ivy» en anglais et est extrêmement toxique : les forêts qui en contiennent sont signalisées par un panneau; l'espèce est utilisée en homéopathie.

Les *Simaroubacées* (95 espèces) avec les Quassia et le Faux-vernis du Japon ou Ailanthe, arbre invasif dans les villes et sur les talus.

Les *Méliacées* (650 espèces), dont l'Acajou utilisé pour son bois et le fameux Neem, arbre médicinal en Inde …

Les *Nitrariacées* (20 espèces) sont à mentionner pour *Peganum harmala*, l'Harmel, plante des déserts de l'Afrique du Nord et du Moyen-Orient, très utilisée[126] dans les pharmacopées arabes.

MALVALES

Les Malvales rassemblent près de 6 700 espèces en 11 familles des pays chauds, principalement les Malvacées. Ce sont des plantes herbacées, des arbres ou des arbustes; Les feuilles sont alternes, souvent simples, à nervation souvent palmée; les fleurs, attirantes, ont souvent 5 pétales colorés, l'androcée souvent méristémone et l'ovaire est supère.

Malvacées

Généralités

Les Malvacées[127] sont une famille de 5 000 espèces, dont 675 Hibiscus, surtout intertropicales.

Seules quelques espèces se rencontrent dans les régions tempérées et froides comme les Mauves (fig. 11.52) et les Tilleuls, communs en France; les Baobabs, les Cacaoyers… appartiennent aux régions chaudes.

125. Quelques espèces d'Erables comme le Négondo, présentent cependant des feuilles composées pennées, plus conformes au modèle général des Sapindales. De même, par accident, il arrive d'observer des «trisamares», rappellant la règle des 3 carpelles, «oubliée» chez les Érables.

126. Parmi les nombreux usages de l'Harmel, signalons des propriétés hallucinogènes à l'origine des «tapis volants» au Moyen-Orient.

127. Du genre *Malva*, Mauve, signifiant «mou». Le nom est lié aux propriétés émollientes de la Mauve.

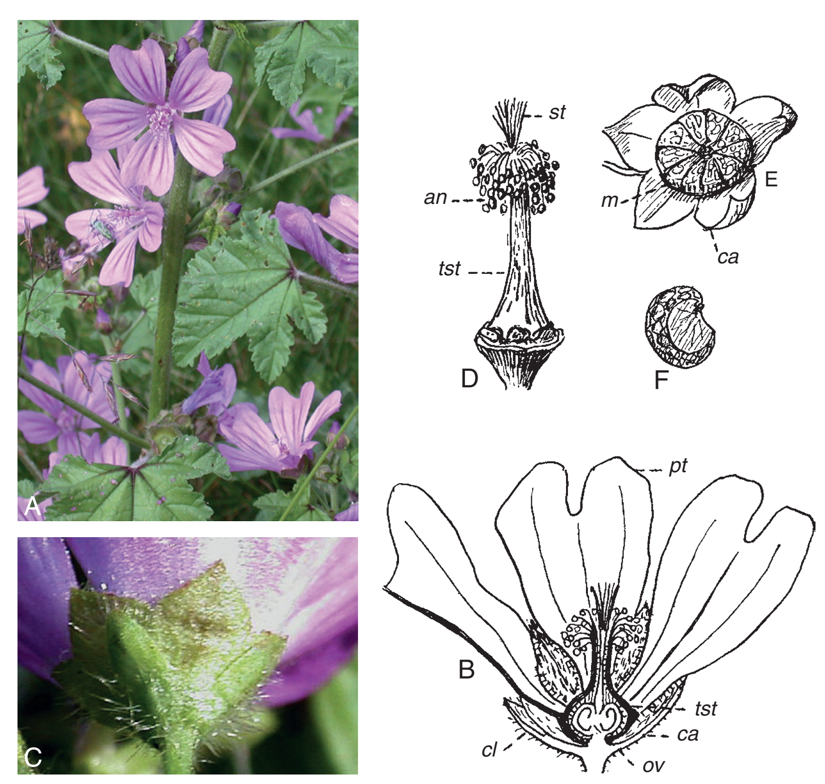


Fig. 11.52.
Mauve sauvage.
A : sommet de la tige et inflorescence. B : coupe longitudinale de la fleur. C : calice et calicule. D : androcée. E : akènes (méricarpes) encore inclus dans le calice. F : akène isolé (*pt*, pétale; *ca*, calice; *tst*, tube staminal, *ov*, ovaire; *an*, anthère; *st*, stigmate; *m*, méricarpe ou akène, *cl*, calicule).

La sous-famille des *Malvoïdées* comprenant les Mauves, Roses Trémières, Cotonnier, Hibiscus et Guimauves est la plus facile à reconnaître par sa fleur présentant :

- 5 pétales à *préfloraison tordue* (chaque pétale est à la fois recouvert et recouvrant, fig. 9.3), ce qui se voit bien sur la fleur en bouton;
- de *nombreuses étamines* généralement soudées en un *tube*.

Appareil végétatif

Ce sont des arbres, des arbustes ou des herbes à feuilles alternes, stipulées, habituellement lobées et à *nervation palmée*[128].

Toutes les espèces sont riches en *mucilages*.

128. Le Cacaoyer et le Colatier ont des feuilles simples à nervation pennées; le Baobab et le Kapokier ou Fromager présentent des feuilles composées palmées.

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs, entomophiles, groupées en inflorescences variables, sont pentamères :

- le calice a 5 sépales plus ou moins soudés à la base et présente une préfloraison valvaire[129].

  Il est parfois doublé en dessous par un *calicule* qui résulte de la condensation des bractées, comme ce que nous avons vu chez les Anémones (*cf.* p. 145).

  On trouve ainsi : un calicule à trois bractéoles chez la Mauve et le Coton; un calicule à six bractéoles chez la Rose de Chine (un des Hibiscus);
- la corolle[130] comprend 5 pétales souvent tordus dans le bouton, légèrement soudés à la base. Nous assistons là à un début de gamopétalie;
- l'androcée est souvent (fig. 11.52 et 11.53) composé d'étamines unies par leurs filets pour former un tube portant au sommet des anthères réduites à une loge. Il y a là superposition de trois phénomènes :
  - un, fondamental, qui consiste à la subdivision, par méristémonie, des 5 étamines de l'androcée primitif, en 5 phalanges[131] (ou groupes) d'étamines;
  - un second qui consiste en la soudure des étamines par leurs filets, en un tube. Ce dernier, chez les espèces moins évoluées comme la Rose de Chine (*Hibiscus*), porte encore 5 dents au sommet, correspondant aux 5 phalanges et montrant bien l'origine pentamère de l'androcée.

    De plus, chez ces espèces, les étamines ne sont pas encore toutes groupées au sommet, comme chez la Mauve, mais réparties *tout le long* du tube;
  - enfin, un dernier phénomène, plus secondaire, consiste en la segmentation de chaque étamine en deux « demi-étamines » (d'où les anthères réduites a une loge);
- *les* carpelles, « fermés », sont soudés en un ovaire à *placentation axiale*.

  Leurs styles sont unis en une *colonne centrale* qui coulisse à l'intérieur du tube staminal, laissant les stigmates libres au sommet (d'où le nom de Columnifères donné par les anciens botanistes à cette famille). En fait, les stigmates ne s'épanouissent généralement que lorsque le tube staminal est flétri et tombe : les éléments mâles et femelles d'une même fleur ne sont donc pas mûrs en même temps et il y a *pollinisation croisée.*

On observe, au niveau des carpelles, une évolution parallèle à celle décrite pour les étamines, c'est-à-dire la subdivision des carpelles, mais ceci avec un *certain retard* (fig. 11.53).

129. La préfloraison valvaire est analogue à la préfloraison tordue, mais les pièces florales, au lieu d'être recouvrantes et recouvertes, se touchent simplement bord à bord.
130. Chez le Kolatier (ou Colatier), la corolle est absente et le calice devient pétaloïde.
131. La colonne staminale est très courte, formée de 20 demi-étamines (paraissant 10 étamines) chez les Kolatiers, de 10 demi-étamines (paraissant 5), 5 staminodes chez les Cacaoyers. Chez les Tilleuls les étamines, libres ou faiblement unies à la base, sont seulement regroupées en 5 phalanges et ne se soudent pas en colonne.

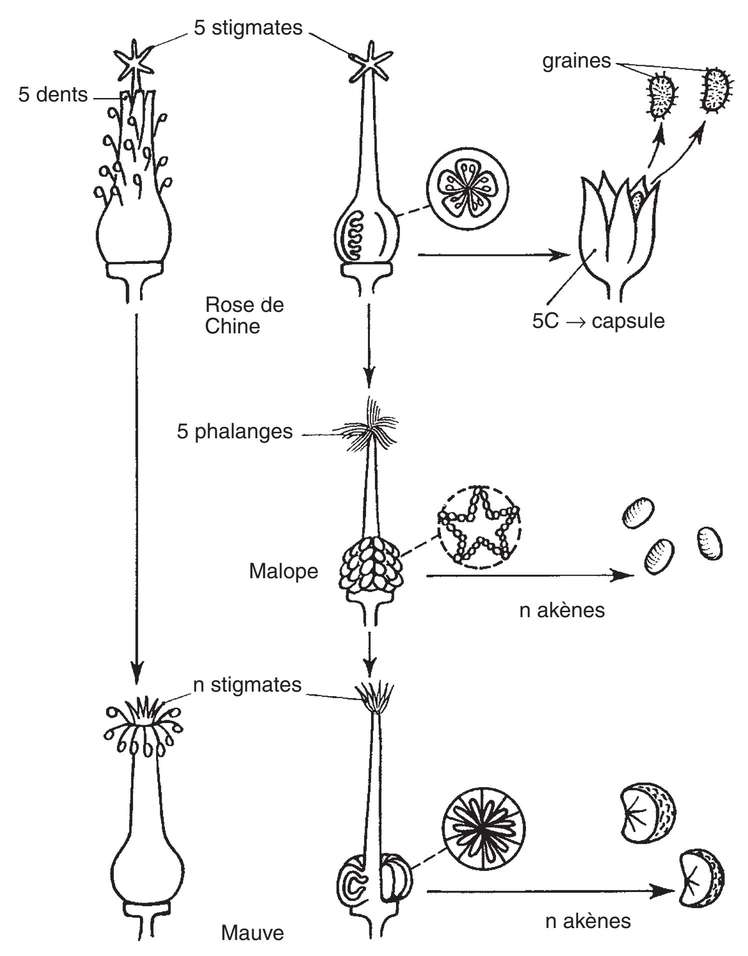


Fig. 11.53.
Les Malvacées : l'androcée, le gynécée, le fruit (de gauche à droite).
Schémas traduisant l'évolution.

En effet, alors que chez les Malvacées actuelles, on observe rarement l'androcée primitif à 5 étamines[132] non encore subdivisées, les Malvacées des régions chaudes ont conservé 5 carpelles pluriovulés.

Puis, ces carpelles, par subdivision, tout comme les étamines, se transforment en 5 phalanges de carpelles.

132. Les cinq étamines primitives sont visibles par exemple chez le *Fremontodendron* de Californie.

Chez certaines espèces – comme les Malopes – ces cinq phalanges sont encore nettement visibles, tant au niveau des corps ovariens que des stigmates groupés en 5 faisceaux.

Chez, les autres, comme la Mauve, les carpelles, disposés « en parts de gâteau » forment une couronne et les stigmates ne sont plus groupés en faisceaux : il est *impossible* de distinguer alors les phalanges primitives.

Le fruit

Cette multiplication des carpelles, chez les espèces évoluées, entraîne un manque de place pour chacun d'eux, aussi les loges devenues uniovulées se transforment en des akènes qui se séparent les uns des autres à maturité[133]. Les espèces des pays chauds, chez lesquelles cette multiplication n'a pas eu lieu, ont conservé leurs 5 carpelles (capsule à 5 carpelles, ou « fruit » à 5 follicules).

Plantes importantes

Nous citerons :

- les *Mauves* (Mauve sauvage, Mauve à feuilles rondes) ;
- la *Guimauve*, plante des marais, est également cultivée, tout comme la *Rose trémière* appartenant à un genre voisin ;
- la *Rose de Chine* (Hibiscus) est très cultivée dans les pays chauds ;
- les *Cotonniers* qui sont des herbes ou arbustes des régions chaudes. Leur calicule est beaucoup plus développé que les sépales. La capsule comprend une trentaine de graines, couvertes de poils minces, unicellulaires, faits d'une cellulose assez pure : ils servent à fabriquer le coton ;
- les *Fromagers* ou *Kapokiers* (*Ceiba*) d'Amazonie, fournissent le kapok (poils de l'endocarpe) ;
- les *Baobabs*, espèces des savanes sèches d'Afrique (1 espèce, *Adansonia*[134] *digitata*), d'Australie (1 espèce) et de Madagascar (6 espèces) possèdent les troncs les plus volumineux qui existent ; leur pollinisation est réalisée par des chauves-souris ;
- le *Cacaoyer* (*Theobroma*[135] *cacao*) est originaire d'Amérique Centrale (fig. 11.54), le *Kolatier* est africain (*Cola*[136] *nitida*). Les carpelles sont seulement soudés à la base chez le Kolatier : les fruits sont des follicules qui libèrent 5 à 6 graines ou « noix de kola » riches en caféine ; ils sont réunis cher le Cacaoyer : le fruit est une baie à paroi durcie appelée cabosse contenant de grosses graines dont on extrait le cacao, le beurre de cacao et la théobromine ;

---

133. Le fruit des Malvacées évoluées est singulier et les anciens botanistes lui avaient donné des noms particuliers : ainsi, l'ensemble du « fruit » (ou polyakène) avait reçu le nom de schizocarpe (du grec *schizein*, fendre) ; chaque fragment (akène), celui de méricarpe (du grec *meros*, partie).
134. En l'honneur d'Adanson, botaniste du Louis XV, le premier à baptiser plusieurs familles végétales comme les Labiées, Ombellifères etc…
135. Le mot *Theobroma* évoque les origines rituelles de l'usage du cacao par les Mayas qui en faisaient un breuvage (*Broma*) divin (*Theo*)
136. Le mot apparaît dans une marque de boisson célèbre qui en contient.

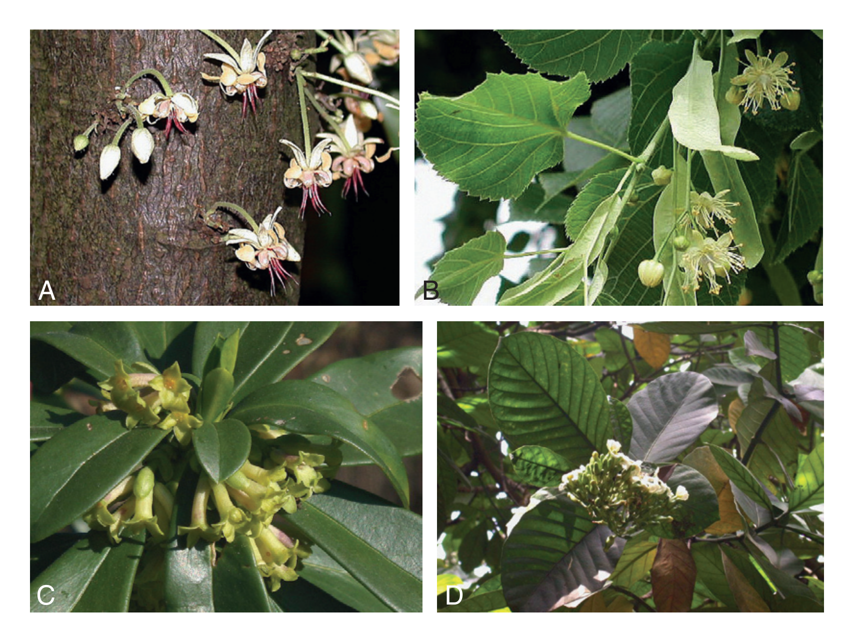


Fig. 11.54.
Malvales.
A : cauliflorie chez le *Cacaoyer :* les fleurs, très petites, n'ont que 5 demi-étamines cachées sous les pétales et 5 demi-staminodes rouges visibles. B : tiges fleuries du *Tilleul.* C : fleurs tétramères du *Laurier des bois* (*Daphne laureola*). D : Diptérocarpacée du Sri-Lanka, aux feuilles caractéristiques.

- le *Tilleul* (*Tilia*) est indigène. Le fruit est une capsule indéhiscente. Les fleurs et les bractées d'inflorescence des *Tilia cordata* et T. *platyphyllos* (fig. 11.54) sont utilisées en infusions;
- les *Corchorus* sont utilisés pour leurs fibres textiles, le jute.

Les *Thyméléacées* (850 espèces) comprennent les Daphnés (fig. 11.54), arbustes tempérées d'Europe et d'Asie, à fleurs devenues apétales par régression de la corolle, colorées par le calice, comme chez le Colatier, à androcée isomère et à fruits très toxiques (ex. : Bois joli et Laurier des Bois).

Les *Bixacées* comportent 21 espèces tropicales et à carpelles plus ou moins « ouverts ». Le rocou du Rocouyer (*Bixa orellana*) était utilisé par les peaux-rouges comme colorant de l'épiderme.

Les *Cistacées* (170 espèces), également à carpelles « ouverts », sont des arbustes et des chaméphytes du maquis méditerranéen (Cistes). Leurs belles fleurs printanières possèdent 5 pétales à estivation chiffonnée, comme chez les Pavots.

Les *Diptérocarpacées* (535 espèces, fig. 11.54) ont la même importance écologique dans les forêts asiatiques tropicales primaires que les *Fagacées* dans nos régions. Beaucoup sont exploitées abusivement comme bois d'œuvre (*Shorea*).

BRASSICALES

Les Brassicales rassemblent près de 4 500 espèces en 17 familles dont certaines sont monospécifiques; elles ont acquis des carpelles « ouverts »; les *Brassicacées*, plantes herbacées surtout des régions tempérées y sont largement dominantes. Nous présenterons aussi les *Capparacées*, *Résédacées*, *Caricacées* et *Tropéolacées*.

Brassicacées[137]

Généralités

Les *Brassicacées* comprennent 3 400 espèces, réparties sur toute l'étendue du globe, mais plus abondantes dans l'hémisphère Nord. C'est une des familles majeures de nos régions.

Certaines sont adaptées à des milieux particuliers, comme les montagnes ou les déserts et présentent alors une lignification poussée et une surface foliaire réduite[138].

C'est une famille facile à définir et très reconnaissable par ses fleurs à pétales disposés en croix, d'où le nom ancien de *Crucifères* (du latin « *crucem ferre* », porter une croix).

La Giroflée, les Moutardes et la Cardamine des prés (fig. 11.55) en sont de bons exemples.

Appareil végétatif

Ce sont des herbes à *feuilles isolées* et simples, riches en essences sulfurées provenant de l'hydrolyse d'hétérosides sulfurés sous l'influence d'enzymes, les *myrosinases*. Les feuilles d'Alliaire, par exemple, libèrent par froissement une forte odeur alliacée.

Appareil reproducteur

La fleur

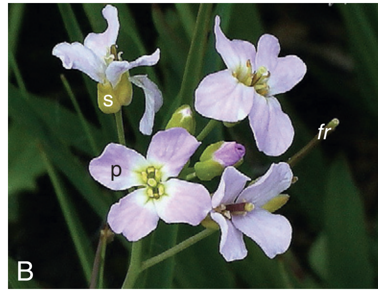
Les fleurs, groupées en grappe, sont très caractéristiques :

- le *calice* comprend 4 sépales. Les sépales internes, latéraux, ont leur base souvent renflée en forme de poche où s'accumule généralement le nectar sécrété par des glandes situées à la base des étamines;
- la *corolle* a 4 pétales en croix. Ils alternent avec les sépales et présentent un onglet bien développé et un limbe étalé;
- *l'androcée* groupe 6 étamines dont 4 sont plus fortes que les autres, d'où le nom de *tétradyname* (du grec *dunamis*, force) qui lui est donné :
  - les deux plus petites sont externes et latérales,
  - les 4 plus grandes sont rapprochées en deux paires antéro-postérieures;
- le gynécée est formé de deux carpelles « *ouverts* » soudés par leurs bords, mais divisés secondairement en deux loges par une *fausse cloison*, de part et d'autre de laquelle les ovules se rangent alternativement.

---

137. Du genre *Brassica*, nom latin du Chou, du celtique *bresic*, même sens.
138. Chez la Rose de Jéricho, par exemple.





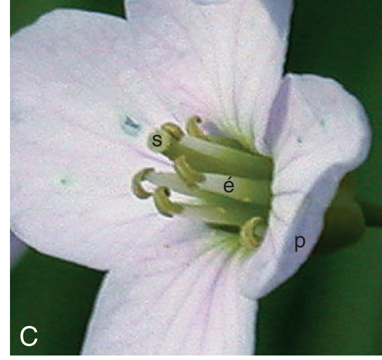


Fig. 11.55.
Cardamine des prés.
A : port de la plante. B : inflorescence et jeune silique. C : fleur *fr*, fruit; *s*, sépales; *p*, pétales; *é*, étamines; *s*, stigmates.

Ce phénomène est comparable à ce qui se passe chez les *Papavéracées* où les placentas s'hypertrophient en lame. Mais ici, les deux lames se rejoignent et se soudent au centre.

Cette fleur, très curieuse et qui ne ressemble à aucune autre, doit être « interprétée » : *c'est une fleur parfaitement dimère à l'origine* (fig. 11.56 à droite) :

$$(2+2)S,(2+2)P,(2+2\times 2)E,(2C)$$

Les 4 pétales sont considérés comme provenant de la subdivision des 2 pétales appartenant au verticille opposé à celui des sépales externes : cela explique qu'ils alternent avec les sépales; sinon ils seraient superposés.

Les grandes étamines, par un processus identique, ne représentent qu'un verticille dimère.

Cette méristémonie est encore visible chez quelques espèces où les quatre grandes étamines internes sont concrescentes deux à deux par leur base[139].

De même, on admet parfois que le nombre théorique des carpelles est égal à 4, mais que les deux médians, seuls fertiles, sont étroits et réduits à la fausse

139. Chez les *Vella*, par exemple.

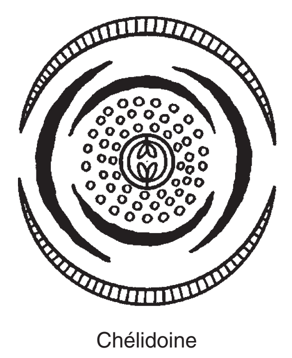




Fig. 11.56.
Diagramme des fleurs de Papavéracées à siliques et de Brassicacées.
La comparaison de ces deux diagrammes met en évidence les divergences qui séparent ces deux familles, autrefois rapprochées par leurs carpelles « ouverts » et de type 2. (Ont été réunies par des pointillés, les pièces qui proviendraient du dédoublement d'une même pièce).

cloison (*cf.* p. 151 la note relative au gynécée des *Papavéracées*) ; le gynécée du genre *Tetrapoma* est d'ailleurs composé de 4 carpelles fertiles.

Le fruit

Le fruit est, comme chez la Chélidoine (*cf.* fig. 11.56), une *silique*, mais ici, nous avons vu que les placentas très proéminents se soudent en une fausse cloison : cette dernière persiste dans le fruit. De plus, la partie supérieure demeure souvent stérile et forme un bec sur une certaine longueur (Moutarde).

Le fruit ainsi constitué est nettement plus long que large (ex. : Giroflée, Moutarde). S'il devient aussi large que long, on l'appelle *silicule.*

Deux cas peuvent alors se produire (fig. 11.57) :

- le fruit est comprimé parallèlement à la fausse cloison, qui est alors très large, d'où le nom de silicule *latiseptée* (du latin *latus*, large et *septum*, cloison) ;
- soit comprimé perpendiculairement à la fausse cloison qui est étroite : silicule *angustiseptée* (du latin *angustus*, étroit).

Les graines, sans albumen, ont des embryons volumineux dont les cotylédons sont repliés de diverses façons.

Ceci permet de définir plusieurs types de graines, utilisés dans la classification (très artificielle) des différents genres ; ces caractères sont très secondaires et n'ont été utilisés par les systématiciens qu'en raison de la grande homogénéité de nombreux genres et espèces.

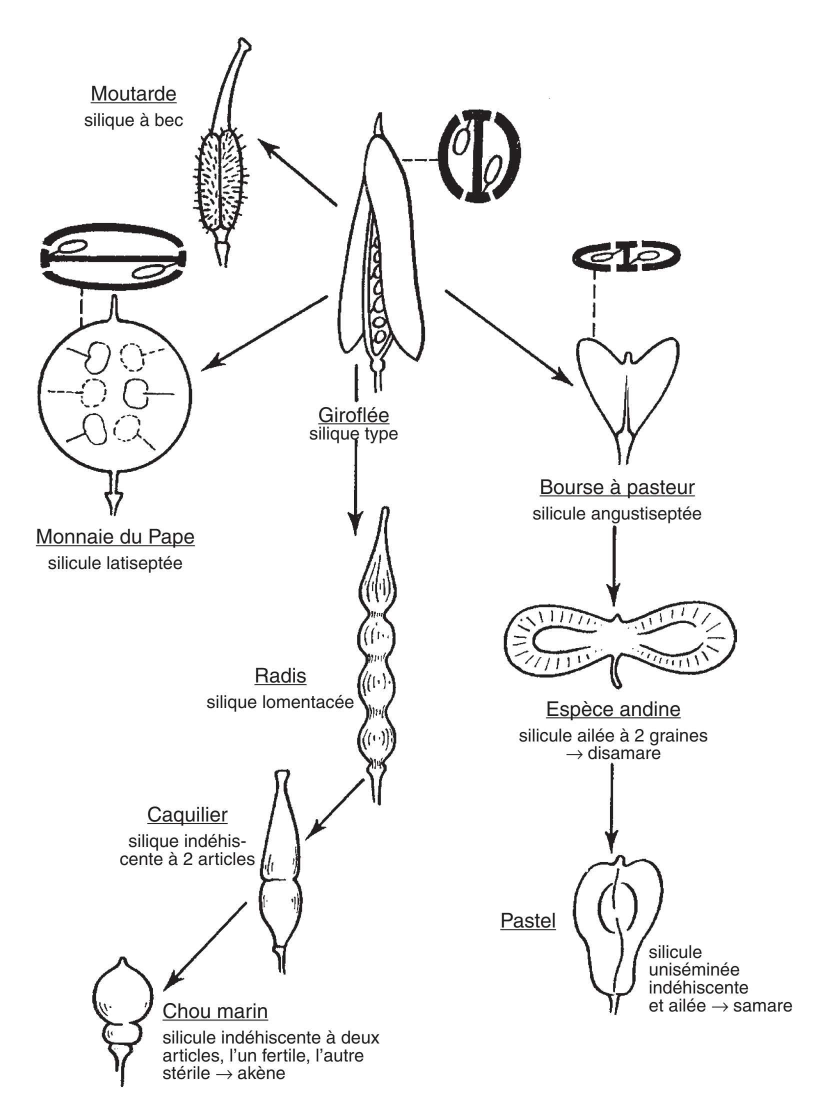


Fig. 11.57.
Le fruit chez les Brassicacées. Principales variations.

Principales variations

Les variations sont rares chez les *Brassicacées* :

- la grappe peut se condenser en un *corymbe*[140] : les pétales externes des fleurs périphériques prennent alors un plus grand développement; l'inflorescence simule une fleur, pour un observateur superficiel (ex. : Ibéris);

140. Grappe dans laquelle les pédicelles portent toutes les fleurs sur le même plan (*cf.* fig. 9.1, 3).

- le *fruit* peut perdre secondairement ses déhiscences : la silique devient *lomentacée* : elle présente une série d'étranglements et se désarticule en segments uniséminés (ex. Radis); à la limite, elle peut être réduite à deux « loges »; ces dernières sont encore fertiles chez le Caquilier maritime; tandis que chez le Crambe ou Chou marin la loge inférieure avorte : le fruit est devenu *un akène*;
- de même, par régression, les silicules peuvent ne contenir que deux graines (une de chaque côté de la fausse cloison) ou même une. Le fruit est alors un diakène ou un akène généralement ailé (samare) telles les disamares des *Biscutella* et de plusieurs *Brassicacées* des montagnes sud-américaines, la silicule ailée du Pastel, plante jadis cultivée pour ses propriétés tinctoriales.

Espèces importantes

On rencontre : la Moutarde des champs aux fleurs jaunes, la Bourse à pasteur, aux fleurs petites et blanches et aux silicules en forme de « bourse ». Plusieurs espèces sont *ornementales* : Giroflée, Monnaie du pape, Corbeille d'argent… L'Arabette des dames (*Arabidopsis thaliana*), petite brassicacée à durée de vie courte, est un modèle très étudié (*cf.* p. 66) : son génome est seulement sept fois plus grand que celui de la Levure; son embryon comprend un petit nombre de cellules ce qui permet de suivre les étapes de la différenciation de la racine et de la tige.

Enfin les Brassicacées fournissent de nombreux légumes ou condiments :

- le Chou et ses variétés : Chou pommé, Chou de Bruxelles, Chou-fleur, Chou-rave;
- les Navets, Colzas;
- les Radis;
- le Cresson, le Raifort;
- les Moutardes (dont la Pharmacopée utilise également les graines pour leurs propriétés rubéfiantes)…

Les *Capparacées*, 510 espèces, comprennent des arbustes tropicaux, notamment *Capparis*, les Câpriers (fig. 11.58), dont nous avons une espèce méditerranéenne : les câpres sont les boutons de cet arbuste consommés confits dans le vinaigre comme condiment. Cette famille diffère des *Brassicacées* par le port ligneux, la méristémonie, la présence d'un *gynophore* (*cf.* p. 163) portant des carpelles parfois plus nombreux (6–8) produisant un fruit charnu.

Les *Résédacées* sont une famille primitive avec 80 espèces, méditerranéennes ou désertiques, construites soit sur le type 2, soit sur le type 3. Les fleurs sont zygomorphes et les carpelles, imparfaitement soudés, restent ouverts à leur extrémité apicale (ex. : le Réséda).

Les *Tropéolacées* (90 espèces sud-américaines, toutes du genre *Tropaeolum*) sont la famille de la Capucine[141]. Les fleurs, zygomorphes, n'ont que 8 étamines (les antéro-postérieures ont disparu). Le fruit à 3 carpelles, riche en myrosinases, peut remplacer en usage culinaire le bouton du Câprier.

Le Papayer (*Caricacées* 34 espèces), est une herbe gigantesque à port de Palmier. Leurs fruits, les papayes, sont des baies riches en une enzyme protéolytique, la papaïne, utilisée dans la réduction des hernies discales.

141. Les anglais appellent commnunément la Capucine *Nasturtium*, qui est le nom scientifique du Cresson car les feuilles de Capucine en ont le goût, ce qui n'est pas surprenant étant donné la proche parenté des deux familles.





Fig. 11.58.
Brassicales et Dilléniales.
A : bouton (câpre) et fleur méristémone du *Câprier.* B : rameau de *Dillénia* avec fleur et fruit.

DILLÉNIALES

Les **Dilléniales**, limitées à la famille des *Dilléniacées* (300 espèces tropicales) n'ont pas encore trouvé leur place définitive dans la classification des Triporées. Elles sont à la fois proches des Rosidées et des pré-astéridées Les Dillénias sont des arbres décoratifs tropicaux à grandes fleurs, jusqu'à 20 cm : 5S, 5P, ∞E, ∞C libres, parfois légèrement soudés; le fruit est un polyfollicule (fig. 11.58).

Triporées évoluées

Ce clade terminal des Angiospermes rassemble les préastéridées et les Astéridées : à partir d'un périanthe simple formé de pétales, l'évolution aboutit à la gamopétalie et/ou à la socialisation poussée des fleurs en inflorescences caractéristiques.

Grade des préastéridées

Les préastéridées forment un grade qui présente, comme celui des pré-rosidées, des caractères primitifs : possibilités de tépales, de verticilles trimères.

Les préastéridées réunissent notamment les Santalales (à tépales) et les Caryophyllales (encore fréquemment à tépales).

SANTALALES

Cet ordre est composé d'espèces surtout tropicales et *parasites* qui puisent la sève de leur hôte grâce à des suçoirs.

Les *Santalacées* (875 espèces) vivent en hémiparasites : ne pompant que la sève brute de leur hôte, ils conservent leur fonction chlorophyllienne. Le Gui parasite les branches de différentes espèces d'arbres (surtout Pommiers et Peupliers). Les fruits sont des drupes (*cf.* la « baie » du Gui) à pulpe collante, ce qui facilite la dispersion (*Viscum*, le nom latin du genre, évoque l'aspect collant de la pulpe qui servait autrefois à fabriquer la glu pour attraper les oiseaux se posant sur les branches engluées : la *tenderie* est maintenant interdite). Le périanthe, rudimentaire, est formé de 4 tépales. Les ovules, presque toujours dépourvus de

téguments, se confondent avec les placentas. Le Santal est un arbre qui parasite des racines d'autres espèces forestières ; il est utilisé en Extrême-Orient pour son bois et son essence.

Les *Loranthacées* (950 espèces) vivent comme le Gui sur des arbres tropicaux. Elles se distinguent par des fleurs hermaphrodites à périanthe double et des pétales colorés. (Le Gui, au contraire, est dioïque, à périanthe simple et vert.)

CARYOPHYLLALES

Les Caryophyllales (11 000 espèces) regroupent 29 familles, dont 5 principales (elles totalisent 9 000 espèces) : *Amaranthacées*, *Caryophyllacées*, *Polygonacées*, *Cactacées* et *Aizoacées*. Deux marqueurs – ce qui est exceptionnel – les caractérisent, l'un morphologique, *la forte courbure de l'ovule*, l'autre biochimique, *la présence de bétalaïnes*.

- La courbure de l'ovule entraîne celle de l'embryon. Dans la concavité de l'embryon (fig. 11.62) sont situées les substances de réserve qui seront utilisées lors de la germination. Ces substances ne sont pas constituées – comme c'est habituellement le cas – par de l'albumen, mais par les restes des tissus de l'ovule que l'on appelle *périsperme*[142]. En effet, ici, l'albumen ne s'est pratiquement pas développé (une mince gaine enveloppe la base de l'embryon) et *n'a pas résorbé* les tissus entourant le sac embryonnaire.
- La coloration des fleurs et des fruits n'est pas due à des anthocyanes, comme chez les autres plantes à fleurs, mais à des pigments azotés, les *bétalaïnes*.

Les bétalaïnes sont synthétisées, comme les alcaloïdes isoquinoléiques, à partir de la L-dopa[143]. Leur couleur est due à la présence d'un atome d'azote sous forme d'ammonium quaternaire.

L'azote est très généralement un élément limitant pour les plantes et sa présence n'est pas logique au niveau de molécules banales assurant la coloration : on comprend que l'évolution ait très vite abandonné de telles molécules au profit des anthocyanes, molécules non azotées. C'est d'ailleurs le cas des *Caryophyllacées*, famille récente et la plus évoluée des Caryophyllales.

À l'inverse la présence de bétalaïnes n'est pas un handicap pour les nombreuses Caryophyllales adaptées à vivre sur des terrains plus ou moins riches en nitrates (rudérales, plantes des bords de mer…).

Aux Caryophyllales à embryon courbe et bétalaïnes sont classiquement rattachées les *Polygonacées* et les *Plombaginacées* (ces deux dernières familles à embryon droit et à anthocyanes) ; la systématique moléculaire y ajoute notamment les *Droséracées* et les *Népenthacées*, plantes carnivores et les *Tamaricacées*.

142. Il convient de ne pas confondre, malgré la similitude des termes, le *périsperme*, tissu à 2*n* chromosomes, de nature ovulaire donc sporophytique, avec l'*endosperme* des Gymnospermes, qui, engendré par le gamétophyte femelle après la réduction chromatique, est à *n* chromosomes.
143. Ce caractère métabolique est commun aux *Triporées basales* et aux *Caryophyllales*.

Polygonacées

Généralités

Les *Polygonacées* – riches de 1 200 espèces – habitent surtout les régions tempérées de l'hémisphère Nord.

On les rencontre essentiellement dans les prairies fraîches, les friches.

C'est la famille de la *Rhubarbe*, de *l'Oseille*, du *Sarrasin* (fig. 11.59), des *Polygonum* (appelés vulgairement « Renouées » : la tige est généralement noueuse à l'aisselle des feuilles).

Les *Polygonacées* se reconnaissent facilement grâce à une formation qui leur est propre : *l'ochréa* (fig. 11.60). C'est un manchon membraneux d'origine stipulaire entourant la tige au-dessus de l'insertion du pétiole.

Les *Polygonacées*, famille *encore peu évoluée*, présentent, à côté de fleurs à cycles tous trimères, des fleurs partiellement pentamérisées : un des intérêts de cette famille est de nous *montrer le passage* de la trimérie à la pentamérie.

Appareil végétatif

Dans les régions tempérées, ce sont des plantes herbacées à feuilles isolées, simples et typiques par leur ochréa. Les rares espèces ligneuses (Raisinier) sont tropicales.

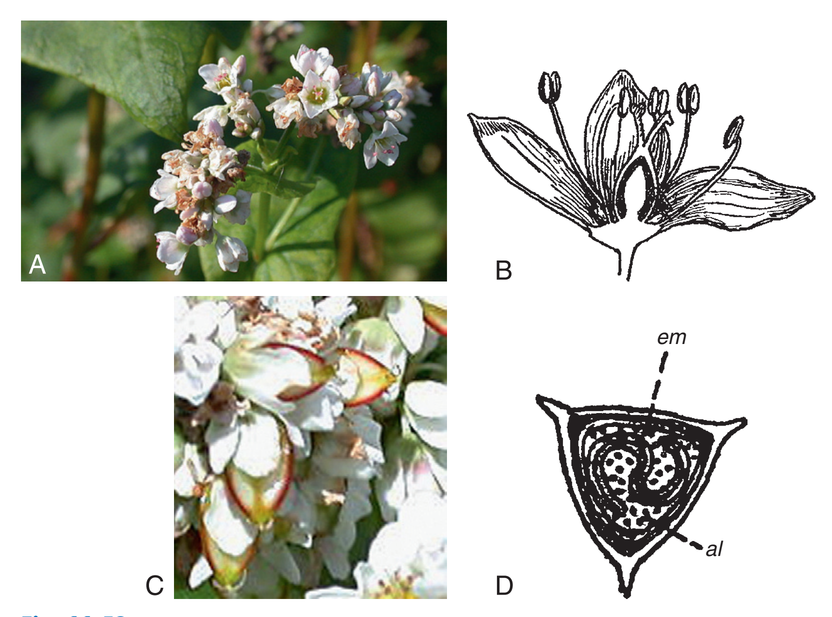


Fig. 11.59.
Sarrasin.
A : plante. B : coupe longitudinale de la fleur. C : akènes en formation. D : coupe longitudinale de l'akène trigone (*em*, embryon ; *al*, périsperme).





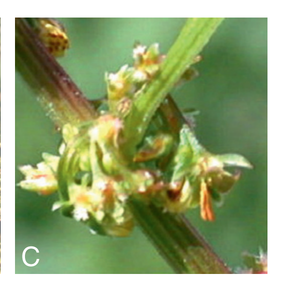


Fig. 11.60.
Renouée persicaire et Patience.
A : Renouée persicaire : sommité fleurie et fleurs à périanthe coloré (entomogamie). B : Patience : feuille, inflorescence. C : détail de l'inflorescence de Patience à petites fleurs vertes anémogames.

Appareil reproducteur

La fleur

Les inflorescences sont des cymes plus ou moins condensées et réunies en grappes ou en épis. La fleur comprend deux verticilles de tépales ; elle est théoriquement trimère :

$$(3+3)T, (3+3)E, 3C$$

Mais elle peut devenir partiellement pentamère par le jeu de concrescences (tépales) ou de dédoublements (premier cycle d'étamines).

De façon plus précise :

1. *Le périanthe* est formé de tépales, sépaloïdes ou pétaloïdes. Dans le premier cas, la pollinisation est anémophile (ex. : Patience (fig. 11.60) et Oseille[144]) ; dans le second cas, entomophile (ex. fig. 11.60 : Renouées) : les fleurs s'associent alors en épis compacts et possèdent des glandes à nectar à la base de l'ovaire.

Ce périanthe comporte deux verticilles de trois pièces et, plus rarement, cinq pièces à préfloraison 2/5 (c'est-à-dire que les cinq pièces sont réparties sur deux tours de spire[145]).

Le passage du périanthe trimère au périanthe pentamère (fig. 11.61) se fait très facilement par soudure d'un tépale externe avec un tépale interne.

Les Rhubarbes et les Oseilles sont de type 3 ; le Sarrasin et les Renouées de type 5.

2. *L'androcée* comprend deux verticilles de trois étamines, mais présente de *nombreuses variations* dues soit à des avortements, soit à des dédoublements.

144. Comme beaucoup d'autres espèces anémogames, les Oseilles et les Patiences libèrent un pollen abondant et allergisant respiratoire.
145. Cette préfloraison est dite « quinconciale » (fig. 9.3), du français quinconce, assemblage d'objets disposés par cinq.

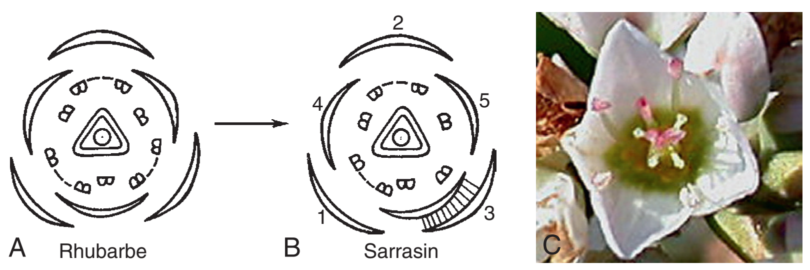


Fig. 11.61.
L'évolution chez les Polygonacées.
Les fleurs primitives ne comportent que des verticilles trimères (*Rhubarbe* [A]). Chez les espèces évoluées (*Sarrasin* [B], également sur C), les verticilles externes sont pentamères et les deux verticilles du périanthe n'en forment plus qu'un (les hachures représentent la soudure de deux pièces en une pièce unique; sont réunies par des pointillés les pièces provenant du dédoublement d'une même pièce).

C'est ainsi que le verticille interne avorte souvent et que le verticille externe est très généralement formé d'étamines dédoublées, soit de $3 \times 2 = 6$ étamines.

Lorsqu'il y a pentamérisation du périanthe, seules deux des trois étamines se dédoublent : il y a donc cinq étamines. Mais le verticille interne, s'il est présent, reste toujours à trois étamines, ce qui donne, chez le Sarrasin, par exemple, le curieux nombre de huit étamines en tout.

On a ainsi, dans une même fleur, des cycles pentamères et trimères : on assiste de façon particulièrement nette aux mécanismes de l'évolution.

3. *Le gynécée* est formé de trois carpelles « ouverts » (parfois réduits à deux) unis en un ovaire uniloculaire trigone, c'est-à-dire à trois angles.

   La cavité ovarienne ainsi formée ne renferme qu'un seul ovule situé à sa base.

   Les trois stigmates sont libres et présentent souvent des formes variées, témoins de leur adaptation anémophile (ex. : Oseille).

Le fruit

Le fruit est un akène trigone dont les angles sont souvent ailés (ex. : Rhubarbe) : de plus, les sépales internes sont souvent persistants et entourent le fruit (ex. : Oseille)

La graine a un périsperme riche en amidon. Il est facile de se le rappeler, en songeant au Sarrasin ou Blé noir, qui au Moyen Âge, dans les terres pauvres et siliceuses comme celles de Bretagne, assurait le principal de la nourriture des paysans en tant que céréales.

Principales espèces

- Les *Rhubarbes* sont utilisées en pharmacie comme laxatif; les feuilles de *Sarrasin* sont une source de rutoside.
- Les *Oseilles* : la grande Oseille est l'ancêtre de l'Oseille des jardins, la petite Oseille envahit les champs dont le sol s'acidifie.
- La *Renouée du Japon* est une plante invasive.

Amaranthacées[146]

Caractères généraux

Les *Amaranthacées*, avec 2000 espèces répandues surtout dans les zones chaudes et sèches, ont une préférence marquée pour les *terrains riches en chlorures ou en nitrates* (plantes halophiles ou nitrophiles). C'est ainsi qu'elles poussent en abondance sur les rivages maritimes ou les zones saumâtres, comme la Betterave sauvage (fig. 11.62), ou sur les décombres, comme les Chénopodes et les Amaranthes. De nombreuses espèces croissent également dans les steppes et les déserts.

Ce sont donc des plantes adaptées à la chaleur et à la sécheresse, que celle-ci soit due au climat (zones désertiques) ou qu'elle résulte de la salinité du sol (rivages marins) : en effet, dans ce dernier cas la richesse du sol en sels minéraux fait que la pression osmotique des terrains est très élevée. La plante est obligée de se créer un milieu interne dont la pression osmotique sera supérieure à celle

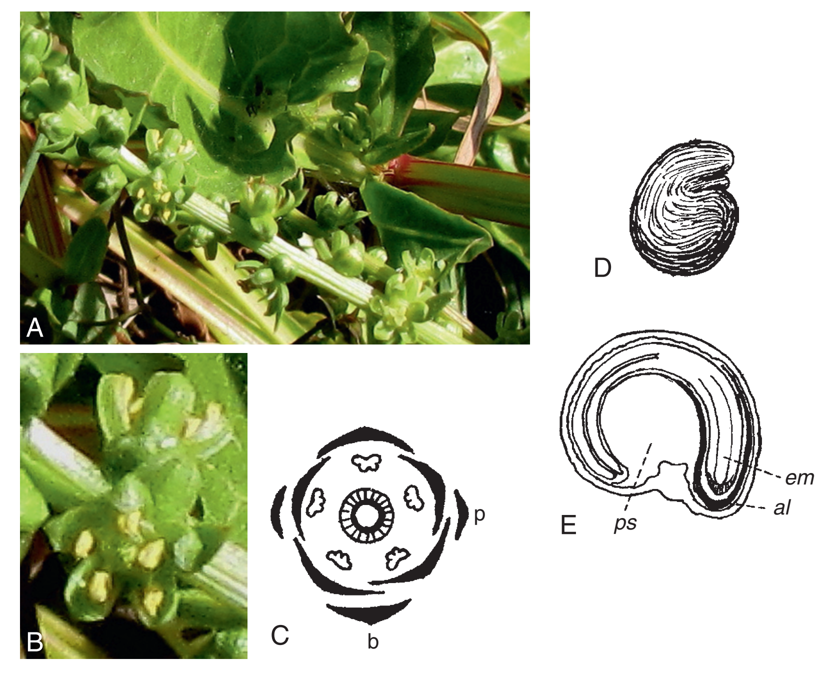


Fig. 11.62.
Betterave.
A : tige florifère. B : portion de l'inflorescence. C : diagramme : *p*, préfeuille; *b*, bractée-mère. D : graine, aspect extérieur. E : coupe permettant de voir l'embryon courbe, *em*, le reste de l'albumen, *al* et le périsperme, *ps*.

146. Du genre *Amaranthus*, dont les fleurs ne se flétrissent pas (de *a*, privatif et du grec *marainein*, se flétrir). Les *Chénopodiacées* des ouvrages anciens sont maintenant incluses dans les Amaranthacées.

du sol, d'où la richesse de ces plantes en ions alcalins (sodium, potassium). Autrefois la soude était extraite de certaines espèces maritimes d'*Amaranthacées*, telles les Soudes (*Suaeda*).

Les *Amaranthacées*, pour leur part, s'adaptent à ces conditions :

- par l'éventuel épaississement et la succulence de leur tige (ex. : les Salicornes ou Cornes salées) ;
- par l'état plus au moins charnu de leur feuille (ex. : les Soudes), ou, au contraire, par la réduction extrême de leur appareil foliaire (ex. : Salicornes) ;
- par la formation de *poils vésiculeux* en forme d'outre, formant une poussière farineuse blanche qui recouvre l'épiderme foliaire d'un grand nombre de d'espèces des régions sèches, ce qui leur permet de réfléchir le rayonnement solaire excessif.

Appareil végétatif

Les *Amaranthacées* sont des herbes ou des arbustes à feuilles simples. On rencontre des formations secondaires surnuméraires chez les espèces vivaces (tiges et racines), ce qui facilite la formation de parenchymes de réserve.

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs, toujours très petites, sont disposées en cymes contractées souvent regroupées en panicules. Elles sont hermaphrodites chez les Chénopodes, unisexuées monoïques chez les Arroches et les Amaranthes ou même parfois dioïques (Épinard). La formule florale s'écrit :

$$5T, 5E, 3C \text{ ouverts (parfois } 2C)$$

Seuls le périanthe et les étamines épitépales sont pentamérisés mais chez les Amaranthes on trouve des fleurs trimères, voire dimères. Les tépales sont fréquemment écailleux. L'ovaire, uniloculaire, ne contient qu'un seul ovule en son centre et à sa base.

Les stigmates sont libres et bien développés : la pollinisation est anémophile.

Le fruit

Le fruit est souvent un akène entouré par les tépales persistants (chez l'Épinard, les bractées forment une cupule coriace épineuse) qui aide à sa dissémination.

Chez la Betterave et chez les Amaranthes c'est une *pyxide*, c'est-à-dire un fruit sec s'ouvrant par un petit couvercle (du grec *puxis*, petite boîte à onguent).

La graine présente un *périsperme* important, entouré par l'embryon courbe (fig. 11.62. E).

Plantes principales

Les *Chénopodes* sont des espèces très communes qui vivent sur les décombres : le Chénopode anthelmintique est vermifuge et le Quinoa des Andes présente des akènes à tépales charnus, alimentaires.

Les *Épinards*, espèces dioïques, originaires de Perse et rapportés en Europe lors des Croisades, doivent leur nom aux épines des stipules.

La *Betterave* croît à l'état sauvage sur les rivages de l'Atlantique et de la Méditerranée. En culture, c'est une plante bisannuelle récoltée en fin de

première année. Parmi ses variétés cultivées, on compte la Betterave à sucre et la Betterave fourragère.

Les *Amaranthes* sont des herbes thermophiles aux feuilles non charnues. Beaucoup envahissent les cultures des régions chaudes et les champs de maïs, car elles résistent aux mêmes herbicides que celui-ci. Leur point commun est une photosynthèse en C4.

Caryophyllacées

Généralités

Les Caryophyllacées constituent une famille de 2630 espèces, représentées dans toutes les contrées tempérées de l'Hémisphère nord et particulièrement dans les montagnes et les régions méditerranéennes. Certaines espèces vivent sur les décombres et rappellent les Amaranthacées. Les fleurs ont acquis un calice.

C'est la famille de *l'Œillet* (fig. 11.63), de la Saponaire, des Silènes, des Stellaires (fig. 11.64)…

Appareil végétatif

Les *Caryophyllacées* sont des herbes, vivaces ou annuelles, caractérisées par un *appareil végétatif très typique* et la présence spécifique d'un ose, le *lychnose*.

Les feuilles sont réduites au pétiole dilaté et aplati : il n'y a généralement pas de stipules et le faux-limbe présente une nervation parallèle.

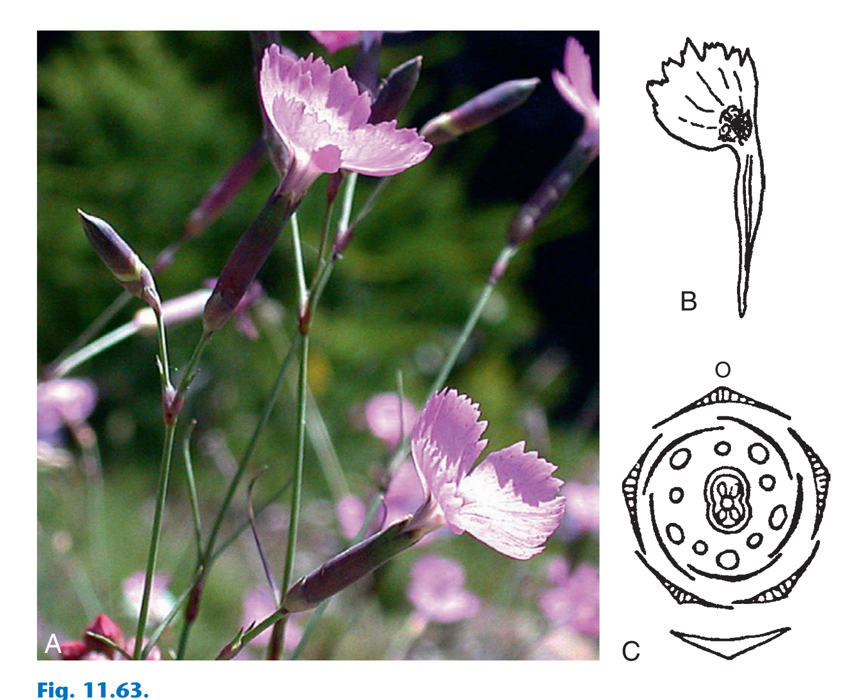


Fig. 11.63.
Œillet.
A : inflorescences. B : pétale isolé. C : diagramme.



Fig. 11.64.
Stellaire holostée, sommet de la tige et inflorescence (A). Saponaire officinale, idem (B).
Noter les cymes bipares, uniflores puis multiflores. Le Stellaire est dialysépale, le Saponaire gamosépale.

Ces feuilles sont opposées et s'insèrent sur des nœuds fortement renflés (d'où le nom de *Caryophyllacées*, du grec *caryo*, nœud et *phullon*, feuille) au niveau desquels la tige se brise aisément : c'est très vrai chez l'œillet des fleuristes que ces derniers rigidifient par un fil de laiton.

Appareil reproducteur

La fleur

Les fleurs sont typiquement disposées en *cymes bipares*. Elles sont entièrement *pentamérisées et pentacycliques*.

$$5S, 5P, (5+5)E, (5C)$$

Les points suivants sont à souligner :

- *le calice et la corolle sont nettement différenciés*, l'ensemble attire les insectes : la pollinisation est entomophile ;
- *le calice* peut être de deux types, dialysépale chez les espèces les moins évoluées, gamosépale chez les *Caryophyllacées* les plus récentes (fig. 11.64) ;
- *la corolle est dialypétale*. Les deux types de calices commandent le type de corolle : dans le premier cas, les pétales sont normalement constitués ; dans le second, où les sépales sont soudés en un tube, les pétales différencient une partie allongée ou onglet et seule la partie étalée ou limbe dépasse le calice (fig. 11.63).

À la jonction du limbe et de l'onglet de petites languettes forment souvent (Silène) une saillie ligulaire; le limbe est fréquemment divisé en deux parties, si bien que de nombreuses fleurs de Caryophyllacées semblent avoir non pas cinq pétales, mais dix; la forme tubulée du calice entraîne généralement l'allongement de l'axe floral entre le calice et la corolle.

Les pétales acquièrent le plus souvent une préfloraison de type *imbriquée simple ou tordue* (fig. 9.3, b et c).

- L'androcée est *obdiplostémone* (fig. 11.2). Les grains de pollen sont devenus secondairement multiaperturés.
- *Le nombre des carpelles peut tomber à 4, 3 ou 2*. Les styles restent libres, ce qui atteste une soudure incomplète des carpelles : un simple examen externe permet de savoir leur nombre. Ce caractère est très utilisé dans les flores : ainsi, les (Œillets ont deux styles, donc deux carpelles; les Silènes ont trois styles, donc trois carpelles; le Compagnon blanc à cinq styles, donc cinq carpelles…

L'ovaire est normalement uniloculaire et les ovules sont insérés sur une colonne axiale partant du bas de l'ovaire. De fait, l'ovaire ainsi constitué résulte de la soudure de cinq carpelles «fermés» pluriovulés engendrant un ovaire initialement pluriloculaire à placentation axiale. L'évolution, ensuite, a supprimé les cloisons conduisant à une fausse placentation centrale (fig. 11.65). Chez certaines espèces, d'ailleurs, on observe une *réminiscence ancestrale* : au début du développement les cloisons se forment, mais rapidement elles cessent de s'accroître tandis qu'augmente le volume de l'ovaire et du placenta.

Le fruit

Le fruit (fig. 11.66) est une capsule s'ouvrant soit par des dents, soit par des valves (2–5 ou 4–10 suivant les espèces).

Le premier cas correspond à un calice gamosépale : celui-ci est, en effet, *généralement persistant* : il ne servirait à rien que les capsules s'ouvrent sur toute leur hauteur.

Le second cas correspond, au contraire, à un calice dialysépale.

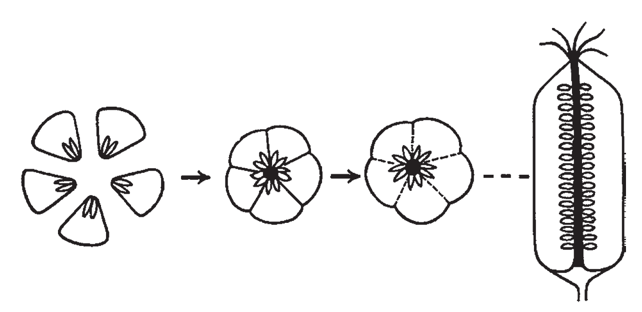
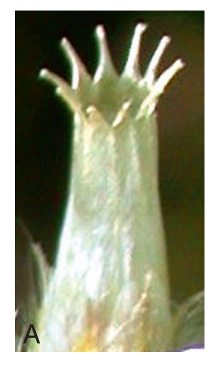
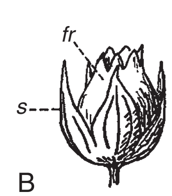
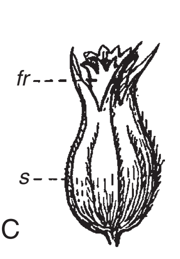


Fig. 11.65.
Origine théorique de l'ovaire des Caryophyllacées.







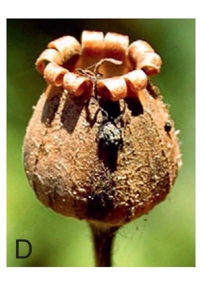


Fig. 11.66.
Le fruit des Caryophyllacées.
A et B : chez deux espèces à calice dialysépale (*s*, sépales; *fr*, fruit). C et D : chez le *Compagnon blanc*, à calice gamosépale.

Espèces importantes

Nous citerons :

1. ***Du groupe des Caryophyllacées à calice gamosépales***, les Œillets (*Dianthus*[147]) (320 espèces) surtout rencontrés en montagne et autour de la Méditerranée et plusieurs espèces souvent trouvées en herborisation, comme le Compagnon blanc à pieds mâles ou femelles; le Silène enflé est l'une des 700 espèces de ce genre : celui-ci présente un calice renflé[148]; la Saponaire, riche en saponine, utilisée jadis pour les lessives.
2. ***Parmi les espèces à calice dialysépale***, espèces beaucoup plus petites, généralement discrètes : le Mouron blanc ou Mouron des oiseaux qui appartient au genre Stellaire (fig. 11.64). Les fleurs ressemblent, en effet, à de petites étoiles et n'ont plus que 5 étamines post-obdiplostémones (fig. 11.2).

Les *Phytolaccacées* (65 espèces) sont des Caryophyllales tropicales plus ou moins ligneuses. Le Raisin d'Amérique (*Phytolocca americana*) est une espèce herbacée invasive, notamment en forêt de Fontainebleau.

Les *Nyctaginacées* (350 espèces) comprennent les Belles de nuit à tépales pétaloïdes soudés en tube, connues dans les premières expériences sur le monohybridisme et les Bougainvillées dont l'inflorescence, par évoluion cyclique, peut mimer une fleur : chez les Bougainvillées, les trois bractées vivement colorées d'une cyme triflore réduite à la fleur centrale simulent un calice (les tépales blancs pétaloïdes des fleurs jouent le rôle d'une corolle, fig. 11.67).

Les *Portulacacées* (Pourpiers), cosmopolites (325 espèces), sont plus ou moins succulentes. Chez les Pourpiers, on observe une sépalisation analogue à celle décrite pour les Anémones (fig. 11.5).

147. Œillet vient de l'aspect de la corolle qui présente souvent une ocelle colorée en son centre. *Dianthus* signifie fleur de Dieu en grec).
148. Cette espèce en particulier évoque les divinités grecques au corps enflé.



Fig. 11.67.
Caryophyllales.
A : *Bougainvillée* : 3 fleurs petites et blanchâtres entourées de 3 bractées colorées B : *Opuntia* : fleurs naissant au sommet des tiges-raquettes . C : *Ficoïde.* D : *Statice* avec fleurs blanches gamopétales entourées d'un calice mauve.

Les *Cactacées* (1 210 espèces dont le Cactus cierge, le Figuier de Barbarie, *Opuntia*, fig. 11.67, le Peyotl à propriétés hallucinogènes) ont des feuilles atrophiées ou transformées en épines, sont caractéristiques des régions désertiques d'Amérique.

Les *Aizoacées* (1 860 espèces surtout sud-africaines dont les Ficoïdes, fig. 11.67), sont également des plantes succulentes adaptées à la sécheresse grâce au métabolisme du carbone type CAM. Tépales pétaloïdes et étamines sont insérés en hélice chez les Cactacées, cyclisés chez les Aizoacées. L'ovaire est généralement devenu infère par soudure avec le réceptacle qui s'est creusé en coupe.

Les *Plombaginacées* (730 espèces des zones sèches) comprennent la Dentelaire, l'Arméria, les Statices (fig. 11.67) dont la Lavande de mer. Cette famille montre le passage à la gamopétalie : les pétales, souvent encore libres ou seulement soudés à la base, peuvent former un long tube.

Les *Droséracées* (105 espèces des tourbières et sables humides du Monde entier) sont une famille de plantes carnivores dont les *Drosera* aux feuilles couvertes de longues glandes collantes et la Dionée attrape mouches aux limbes se pliant instantanément sur une proie

Les *Népenthacées* (90 espèces de l'Océan Indien) aux urnes glissantes sont des plantes carnivores tropicales.

Les *Tamaricacées* (79 espèces) comprennent des arbres adaptés aux terrains salés des bords de la Méditerranée (Tamaris). Les *Frankéniacées* (70 espèces), leur déclinaison herbacée, les accompagnent souvent.

La présence de bétalaïnes permet également de classer les *Didiéréacées* (22 espèces), très curieuse famille de plantes à port cactiforme, endémique de Madagascar, parmi les Caryophyllales.

Astéridées

Ce sont les Triporées à pétales et carpelles soudés ; elles réunissent 91 800 espèces réparties dans 99 familles en 10 ordres.

La *gamopétalie* ou *sympétalie* assure une meilleure protection des organes reproducteurs et s'adapte plus facilement à un type déterminé d'insecte pollinisateur (*cf.* p. 247). On notera que la soudure des pétales s'accompagne généralement de la soudure des étamines à la corolle (étamines *adnées*).

La syncarpie augmente également la protection des ovules. Ces derniers, par simplification évolutive, comprennent un tissu nucellaire réduit (ovule *ténuinucellé*) et *un seul* tégument.

On distingue les proto astéridées (Cornales et Éricales) et les Euastéridées (Lamiidées et Campanulidées) ou « gamopétales tétracycliques » (fig. 11.68).

La fleur, encore pentacyclique et obdiplostémone chez de nombreuses astéridées basales :

$$5S, 5P, (5+5)E\,\text{obdiplostémones}, (5C)$$

Devient, chez beaucoup d'Euastéridées, tétracyclique et post-obdiplostémone par perte du verticille staminal externe (fig. 11.2) ; parallèlement les carpelles se réduisent à 2 :

$$5S, 5P, 5E\,\text{alternipétales}, (2C)$$

Les feuilles sont presque toujours simples et sans stipules[149].

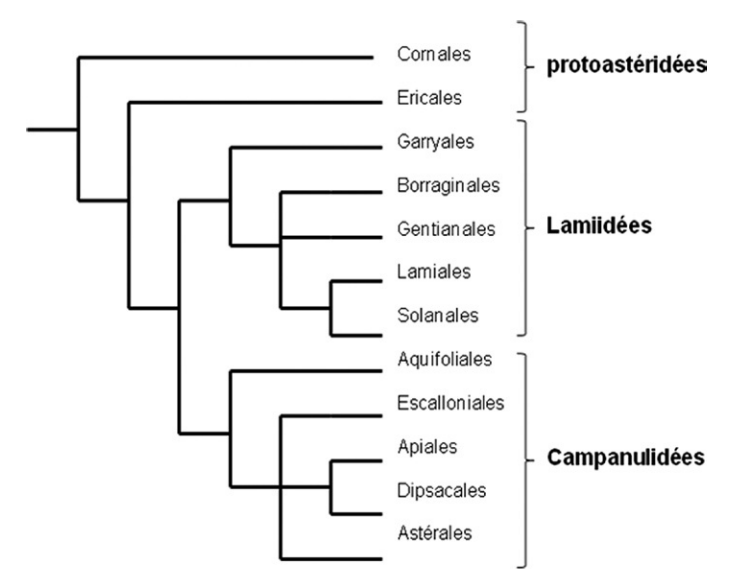


Fig. 11.68.
Cladogramme des Astéridées.
(D'après l'APG3, simplifié)

149. Certaines Solanacées, différentes Astéracées, les Frênes, les Sureaux, les Valérianes… font exception.

Grade des protoastéridées

Les protoastéridées présentent des traits primitifs comme la dialypétalie, les sépales et les pétales encore disposés sur une hélice (Camélia[150]), les étamines libres, les ovules bitégumentés à réserves nucellaires importantes, la présence de vaisseaux à ponctuations scalariformes…

Elles comprennent deux ordres successivement frères du reste des Astéridées frères : les Cornales et les Éricales.

CORNALES

Les Cornales comprennent 657 espèces en 7 familles, elles se caractérisent par des fleurs à 4 pétales, 4 étamines libres, post-obdiplostémones et un ovaire infère; elles comprennent notamment les Cornouillers (*Cornacées*) et les Hortensias (*Hydrangéacées*).

Le Cornouiller mâle est un petit arbre dont les fleurs jaunes appraissent avant les feuilles à la fin de l'hiver tandis que le Cornouiller sanguin est un arbuste commun dans les haies dont les fleurs naissent au printemps après les feuilles. Le premier produit des drupes rouges comestibles, les cornes ou cornouilles, le second des des drupes noires toxiques.

ÉRICALES

Les Éricales regroupent 11 300 espèces et 19 familles dont les *Théacées*, les *Éricacées*, les *Primulacées*. La fleur comprend *2 verticilles d'étamines* obdiplostémones, mais des avortements sont fréquents.

Deux familles sont succesivement à la base des Éricales :

Les *Balsaminacées* limitées pratiquement aux Impatientes ou Balsamines (1 000 espèces), à fleurs postobdiplostémones très zygomorphes, présentent des sépales pétaloïdes dont le supérieur est éperonné, cinq pétales, les latéraux soudés deux à deux et une capsule pentamère charnue loculicide et explosive par enroulement brutal des valves.

Les *Polémoniacées* (375 espèces nord-américaines[151] dont les Phlox), post-obdiplostémones, à ovaire triloculaire; elles contiennent de l'inuline.

Puis :

Les *Théacées* (240 espèces tropicales et subtropicales) qui comprennent des arbustes comme les Camélias, le Théier. Les fleurs peuvent avoir de 6 à 7 sépales, de 4 à 9 pétales généralement concrescents à la base; par méristémonie, les étamines sont nombreuses (jusqu'à 200) et soudées à la base en 5 faisceaux; l'ovaire donne une capsule[152] triloculaire.

Les *Styracacées* (160 espèces), proches des *Théacées*, sont des arbustes à fleurs blanches dont l'Aliboufier, méditerranéen, fournit le benjoin.

---

150. Camélia en français devient *Camellia* en latin. Le Théier appartient à ce genre.
151. Sauf la Polémoine bleue encore appelée Valériane grecque, seule espèce indigène de cette famille dans nos régions.
152. Une partie de la famille, différant notamment par le fruit charnu a rejoint la famille des *Pentaphylacacées* (330 espèces) qui comporte le genre *Visnea*, une relique la flore tropicale du tertiaire d'Europe, réfugiée aux îles Canaries.

Éricacées

Généralités

Les Éricacées[153] (3850 espèces) sont répandues dans le monde entier, mais se localisent surtout dans les régions *tempérées ou froides dont les montagnes, notamment tropicales*. Une partie de la famille est également adaptée au climat méditerranéen (Argousiers, Bruyères du Cap…).

Ce sont des *arbustes*, plus ou moins lignifiés, riches en iridoïdes (*cf.* p. 222).

La plupart, en particulier les *Bruyères* (fig. 11.69) et leurs alliées, sont adaptées à des terrains acides et pauvres, tels les landes, il en résulte un *port végétatif particulier dit éricoïde caractérisé par* :

- des tiges d'aspect contourné à croissance très lente et à bois dur;
- des feuilles étroites dont les bords du limbe sont pourvus de poils et se replient sur eux-mêmes protégeant leur face inférieure, portant les stomates, pour limiter la transpiration.

Par ailleurs, les Éricacées présentent des *caractères originaux* :

- des endomycorhizes;
- le filet des étamines n'est pas soudé à la corolle et *les anthères* (fig. 11.69) s'ouvrent par *deux pores*; elles sont munies de *deux appendices dressés ou en forme de corne*, d'où le nom de «Bicornes» donné autrefois à l'ordre ;
- les grains de pollen sont habituellement disposés en *tétrades*.





Fig. 11.69.
Éricacées.
A : *Bruyère cendrée* : rameau florifère. B : *Arbousier* : extrémité d'anthère montrant les deux appendices en forme de corne et l'ouverture poricide à son extrémité.

153. Du genre *Erica*, Bruyère.

L'ovaire est composé de cinq carpelles « fermés » ; les placentas axiaux portent de nombreux ovules ; styles et stigmates sont soudés. Le fruit est une capsule.

Principales variations ; plantes importantes

Les « Bruyères »

Les « *Bruyères* » sont, après les Rhododendrons (1 000 espèces dont 650 en Chine), les représentants les plus importants (860 espèces dont 635 endémiques du sud-ouest de la Province du Cap en Afrique du Sud) des Éricacées. On en trouve un peu (16 espèces) en Europe occidentale ; elles manquent curieusement en Asie, en Australie et en Amérique.

Elles ont des fleurs construites, par exception, sur le *type 4* et la corolle *persiste* après fécondation, entourant le fruit qui est une capsule.

Chez les *Bruyères* proprement dites (genre *Erica*), la corolle rose est nettement urcéolée (en forme de grelot), les sépales petits et verts et les feuilles apparemment verticillées par trois.

Chez la *Callune*, d'aspect très proche, la corolle est beaucoup plus petite non urcéolée, mais les sépales, en revanche, sont roses et pétaloïdes et les feuilles sont disposées sur quatre rangs.

Autres Éricacées

Chez les autres *Éricacées*, les feuilles sont plates et *coriaces* (ce qui les rend résistantes à la sécheresse).

Presque dialypétales chez les Pyroles, les corolles peuvent aussi prendre la forme de tubes chez les Bruyères sud-africaines et chez les *Epacris* australiens.

Les fleurs sont plus ou moins *zygomorphes* chez les *Rhododendrons* (fig. 11.70) et les *Azalées*.

L'ovaire peut se souder à la coupe florale et devenir infère, comme chez les *Myrtilles* (fig. 11.70) où le fruit est une baie.

Les Monotropes et les Pyroles (fig. 11.70) sont des Éricacées complètement ou partiellement sapromycotrophes (un champignon mycorhizien les aide à puiser les composés organiques du sol). Dans le premier cas, celui des Monotropes, il y a perte de chlorophylle ; dans le second cas, celui des Pyroles, les feuilles restent chlorophylliennes.

Sont proches des *Éricacées* :

- les *Cléthracées*, tropicales (95 espèces). Un *Clethra*, vestige de la flore tropicale européenne du tertiaire, survit à Madère.
- les *Actinidiacées* (360 espèces tropicales ou subtropicales sont des arbustes ou des lianes comme les 60 espèces de Kiwis (*Actinidia*, fig. 11.70), d'origine asiatique). Les fleurs rappellent celles de *Théacées* mais en diffèrent par les stigmates libres. La baie *d'Actinidia chinensis* est le Kiwi, riche en vitamine C.

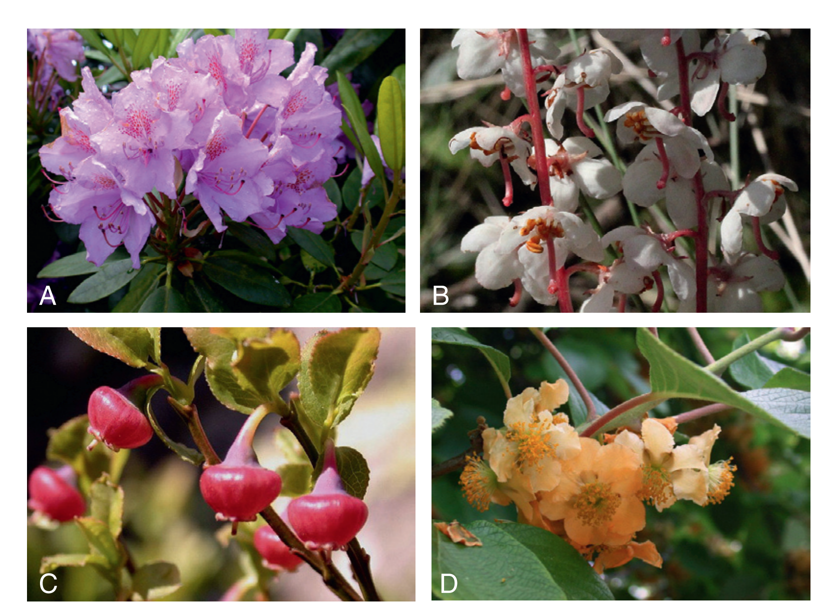


Fig. 11.70.
Ericacées et Ericales.
A : *Rhododendron pontique, aux fleurs zygomophes.* B : *Pyrole des dunes*, à corolle presque dialypétale. C : *Myrtille* en fleurs, à corolle urcéolée. D : *Actinidia*, à androcée polystémone.

Primulacées

Généralités

Les Primulacées[154] comprennent 2 575 espèces (dont 450 espèces de Primevères, fig. 11.71), largement répandues. Une partie de la famille est herbacée, des régions froides ou tempérées, l'autre est ligneuse et tropicale.

Normalement alternes, les feuilles sont opposées chez les Lysimaques et les Mourons rouges et bleus ; chez ces derniers, les fruits sont des pyxides.

La corolle est gamopétale et, sur 10 étamines, 5 sont fertiles, celles superposées aux pétales. Les 5 autres sont stériles et réduites à de petites lames (staminodes) ou totalement absentes. Les Cyclamens, aux pétales rabattus en arrière, se rencontrent dans les montagnes de Méditerranée; la base de leur tige, presque souterraine est renflée en tubercule. L'ovaire, généralement supère, est uniloculaire. Les ovules sont situés au centre sur un mammelon situé dans le prolongement du pédicelle floral : la placentation, dite centrale, résulte de la non-différenciation des septums. Le fruit est une capsule qui s'ouvre par des dents chez les Primulacées herbacées ou un fruit charnu chez les espèces ligneuses tropicales.

Principales plantes

Les Primevères sont parmi les premières fleurs du printemps, d'où le nom.

Ce sont des herbes vivaces par un *rhizome*. La pousse feuillée de l'année est *très courte*, aussi les feuilles, bien qu'insérées isolement, apparaissent être en rosette.

154. Du genre *Primula*, Primevère (du latin *primus*, premier; fleurs précoces).



Fig. 11.71.
Primulacées.
A et B : Primevère officinale. A : port de la plante. B : ombelle. C : Soldanelle perçant la neige d'une combe dans les Alpes.

Chez la *Primevère officinale ou Coucou*, les fleurs sont groupées en cymes ombelliformes (fig. 11.72) ; le calice, profond, est gamosépale ; la corolle à long tube, au sommet duquel les parties libres des pétales sont échancrées.

Les Primevères sont remarquables par leur *hétérostylie* (fig. 11.72) facilitant une pollinisation croisée par les insectes. Ces fleurs sont portées par des pieds différents dont les caractères distinctifs sont régis par des gènes mendéliens.

Les *Androsaces* et les *Soldanelles* sont des plantes de haute montagne.

Les *Sarracéniacées* (15 espèces) à pétales libres et étamines méristémones. Elles sont remarquables par leurs feuilles en rosette transformées en urnes; ce sont des plantes des tourbières nord-américaines.
Les *Ébénacées* (fig. 11.73) se confondent presque avec le genre tropical *Diospyros*, avec 500 espèces d'arbres dont l'Ébène[155] (*Diospyros ebenum*), le Kaki et les Plaqueminiers. Elles sont plus proches des *Éricacées* que des *Primulacées*. Elles s'en distinguent notamment par un ovule à deux téguments au lieu de un chez les *Éricacées* et familles voisines et surtout par le fruit charnu.

155. *Diospyros ebenum*, l'Ébène, est originaire de l'Inde. Son bois noir est réputé.



Fig. 11.72.
Fleurs de Primevère officinale en coupe longitudinale, montrant leur hétérostylie (ov, ovaire ; *st*, stigmate ; *é*, étamines).

Les *Sapotacées* (fig. 11.73) sont des arbres tropicaux (975 espèces) chez lesquels les cloisons de l'ovaire ne sont pas encore devenues virtuelles comme chez les *Primulacées*. La présence d'un latex blanc est à noter. Les fruits sont charnus (grosses baies) parfois comestibles comme les sapotilles du Sapotillier (*Manilkara*) ; certaines espèces sont à l'origine des gommes type chewing-gum). Le Karité et l'Arganier sont des arbres oléagineux utiles d'Afrique tropicale et du Maroc. Le genre *Mimusops* était planté dans les jardins de l'Egypte ancienne pour son aspect décoratif et ses fruits comestibles : ses belles feuilles en guirlandes ornaient les momies comme celle de Toutankhamon.
Les *Lécythidiacées* (325 espèces d'Amérique tropicale) malgré leur apparence de Myrtales (androcée polystémone, ovaire infère notamment) comportent des arbres ornementaux par leurs belles fleurs comme *Barringtonia* ou *Couroupita* (le Bois-Canon[156] en Guyane). La Noix du Brésil, très utilisée comme aliment ou pour son huile cosmétique est prélevée dans la nature sur des *Bertholettia*, dont l'abattage est maintenant interdit.

156. Dans cette famille, les fruits sont souvent de grosses capsules sphériques, convoitées par les singes… et par l'homme pour en extraire des graines, dites noix du Brésil.





Fig. 11.73.
Ébénacées et Sapotacées.
A : Plaqueminier de Virginie : fruits. B : Arganier en fruits.

Lamiidées

Les Lamiidées ou Euastéridées I comprennent trois clades frères :

- les Borraginales (2450 espèces);
- les Gentianales (plus de 17000 espèces); et
- le clade Lamiales-Solanales (26000 espèces).

Presque toutes les fleurs présentent une sympétalie tardive : les pétales se forment d'abord séparés puis se soudent pour former le tube de la corolle.

L'unité des Lamiidées est basée sur la présence d'alcaloïdes mixtes issus du Tryptophane et d'un *iridoïde*, le *loganoside*.

Le clade Lamiales-Solanales, ensemble de 26 familles, regroupe des Astéridées pour la plupart herbacées et à ovaire *supère*. Leur paroi contient une proportion élevée d'arabinose. Ce tandem est caractérisé par *l'acquisition d'une zygomorphie* permettant une meilleure adaptation à la pollinisation par les insectes (*cf.* par ex. les Mufliers ou les Linaires, fig. 11.92).

Cette évolution vers la zygomorphie se traduit par le remplacement de la préfloraison tordue parfaitement symétrique – et encore souvent présente – par une préfloraison dans laquelle un des pétales est généralement entièrement recouvrant (fig. 11.74), puis, chez les fleurs zygomorphes, par imbrication. De plus, un triholoside, le plantéose, est un marqueur fréquent.

Garryales

Placées en position basale du cladogramme des Lamiidées, les Garryales se limitent à 2 familles en 19 espèces toutes ligneuses, dont les caractères se rapprochent des Cornales : les *Eucommiacées* ne comportent qu'une espèce d'arbre originaire de Chine; les *Garryacées* comprennent les Garryas, buissons d'Amérique Centrale et les Aucubas du Japon, largement plantés dans les jardins.

Borraginales

Elles se confondent avec la famille des *Borraginacées*; celle-ci, bien que facile à décrire, a été tantôt traitée comme une Solanale tantôt comme une Lamiale. Ses particularités doivent plus certainement faire ranger cette famille dans un ordre à part, celui des Borraginales… encore faudrait-il bien positionner cet ordre parmi ses voisins.

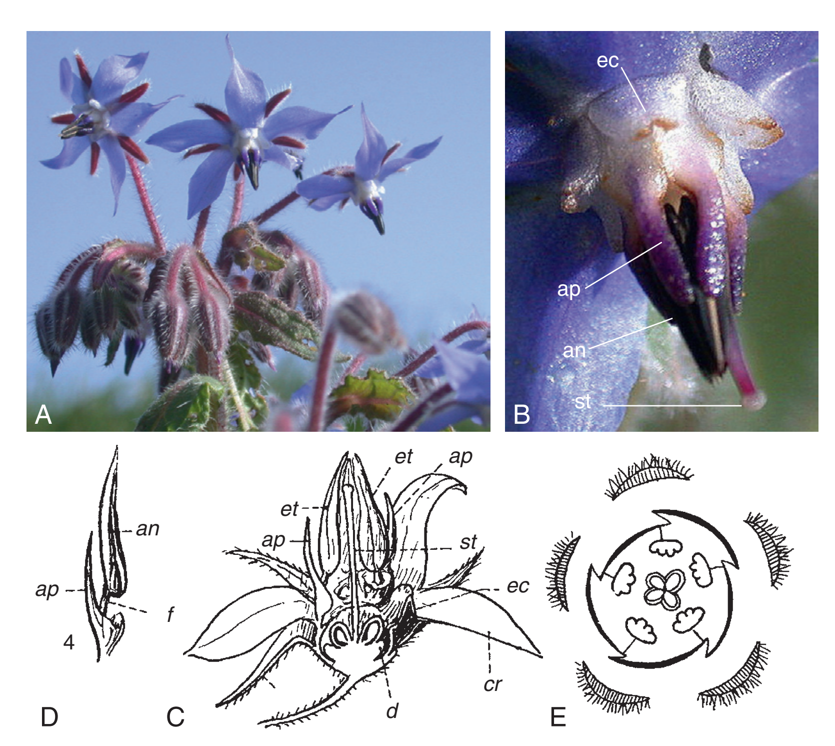


Fig. 11.74.
Bourrache.
A : sommité fleurie. B et C : fleurs (*an* : anthère ; *ec* : écaille de la corolle correspondant à des invaginations des pétales ; *cr* : corolle ; *s* : sépale ; *ca* : calice, *st* : stigmate ; *et* : étamine ; *d*, disque nectarifère). D : étamine dont le filet, *f*, porte un appendice, *ap*. Les étamines de la Bourrache présentent un apex stérile et une corne dorsale, ce qui rappelle celles des Apocynacées. Tout ce groupe des Astéridées dérive d'un même stock ancestral. E : diagramme floral : la corolle n'est plus à préfloraison tordue, comme chez la Phacélie, autre espèce de la famille, mais présente déjà un pétale entièrement recouvrant et un autre entièrement recouvert. Dans la fleur zygomorphe de Vipérine, l' « imbrication » augmente avec un pétale entièrement recouvrant et deux entièrement recouverts.

Borraginacées

Généralités

Les Borraginacées[157] comprennent 2 450 espèces appartement aux régions chaudes et tempérées ; voici *un nouvel exemple* de famille homogène dont les représentants sont facilement reconnaissables.

157. Du genre *Borago*, Bourrache, venant lui-même de l'arabe *aburach*, père de la sueur (la Bourrache a des propriétés sudorifiques).

Appareil végétatif

Ce sont des plantes herbacées dans nos régions ou parfois des ligneux sous les tropiques, à feuilles alternes, typiques d'aspect, rèches, rugueuses au toucher, du fait de la présence de *poils rudes*, dont la base contient fréquemment des concrétions de $CaCO_3$ (*cystolithes*) ; un des genres à feuilles très rugeuses, la Rapette (*Asperugo*), illustre bien ce caractère par son nom.

Appareil reproducteur

Les *Borraginacées* sont également typiques par :

- leur inflorescence en *cymes unipares scorpioïdes*[158] (fig. 9.1) ;
- leurs fleurs sont régulières ; la couleur souvent bleue des corolles est dûe à des anthocyanes (dissoutes dans le suc vacuolaire) changeant de teinte selon le pH du suc qui varie entre les stades bouton et fleur ouverte (fleurs *versicolores*). La préfloraison est valvaire ou parfois tordue (Phacélie).

De plus, la gorge des corolles est fréquemment pourvue d'écailles, qui assurent la protection du nectar (en particulier contre une trop rapide évaporation).

Le gynécée est formé de deux carpelles reposant sur un disque à nectar. Chez quelques espèces primitives et ligneuses des régions chaudes, le style est encore terminal ; le fruit reste alors plus ou moins charnu et drupacé, mais peut être aussi akénoïde (ex. : Héliotrope) ou capsulaire (Phacélie).

Mais partout ailleurs, il prend une forme évoluée, très ramassée : le style unique est *gynobasique*.

Comme chez les Lamiacées, les deux carpelles, séparés par une fausse-cloison, donnent une *tétrakène* (fig. 11.75), plus apparent que chez les Lamiacées.

Variations : principales plantes

Cette famille étant très homogène, les variations qu'on peut y observer sont secondaires. Nous avons déjà cité les carpelles à style terminal (Héliotrope). Ajoutons seulement la tendance à la zygomorphie chez quelques espèces, comme la Vipérine et la Phacélie :

- la Grande Consoude est une plante commune dans les fossés et marais ;
- les Héliotropes et les Myosotis sont cultivés ;
- la Bourrache (fig. 11.74) est utilisée aujourd'hui pour ses graines riches en acides gras poly-insaturés ;
- la Phacélie bleue, espèce très mellifère aux feuilles découpées, est cultivée comme plante à jachère.

Plusieurs autres espèces étaient autrefois employées en médecine populaire : Pulmonaire, contre les maladies respiratoires ; Vipérine, contre les morsures de serpent, Consoude, dans la cicatrisation des plaies (plante qui « consolide » les plaies)…

158. En forme de queue de scorpion. La forme est visible ici en regardant cette cyme, en réalité unipare, de profil.

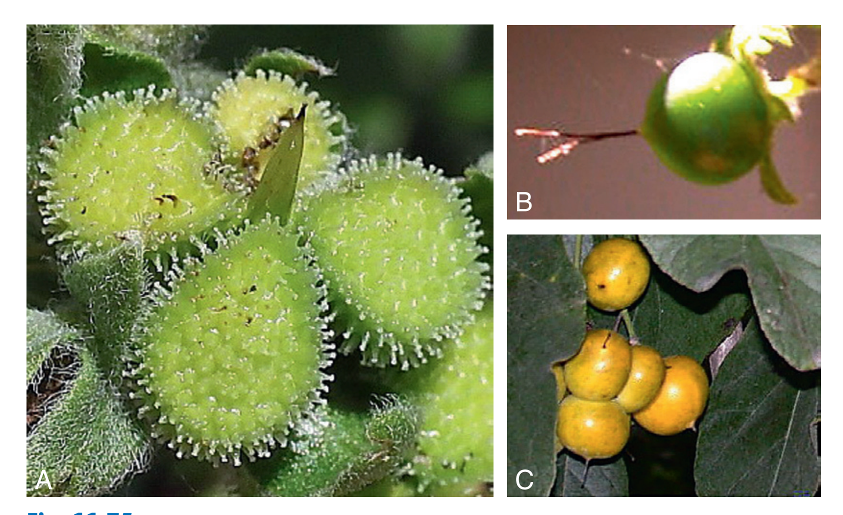


Fig. 11.75.
Le fruit des Borraginacées.
A : *tétrakène* de Cynoglosse : 4 akènes entourant, au centre, le style gynobasique. B et C : fruits charnus entiers à style terminal chez des espèces ligneuses tropicales.

GENTIANALES

Les Gentianales à l'exception de quelques herbes des pays tempérés (Gentianes, Pervenches, Caille-lait…) forment un ensemble souvent ligneux et tropical à feuilles opposées, composé de plus de 17 600 espèces réparties en seulement 5 familles : les *Gentianacées*, *Loganiacées*, *Gelsémiacées*, *Apocynacées* et *Rubiacées*.

L'unité de ce clade est basée sur la synthèse *d'alcaloïdes mixtes* résultant de la condensation d'un acide aminé, le tryptophane et d'un reste isoprénique issu d'un iridoïde, le *loganoside*.

Les fleurs sont *régulières, à préfloraison tordue* (ou valvaire). Le *type 4* est fréquent par réduction évolutive.

L'ovaire, supère chez les *Gentianacées*, les *Apocynacées* devient infère chez les *Rubiacées*.

Gentianacées[159]

Les Gentianacées constituent une famille cosmopolite de 1 600 espèces comprenant des *plantes herbacées à feuilles opposées et sessiles.*

Les inflorescences en *cyme* de la Petite Centaurée peuvent être réduites à une seule fleur chez certaines Gentianes. Les fleurs, de formule 5-5-5-2 (ou parfois 4-4-4-2), sont *voyantes,* souvent bleues ou jaunes et *à préfloraison tordue.*

Les carpelles « ouverts » sont soudés par leurs bords : ils forment ainsi un ovaire à *placentation pariétale* contenant de nombreux ovules.

159. Du genre *Gentiana* dédié au roi Gentius qui, d'après Pline, en découvrit les propriétés.

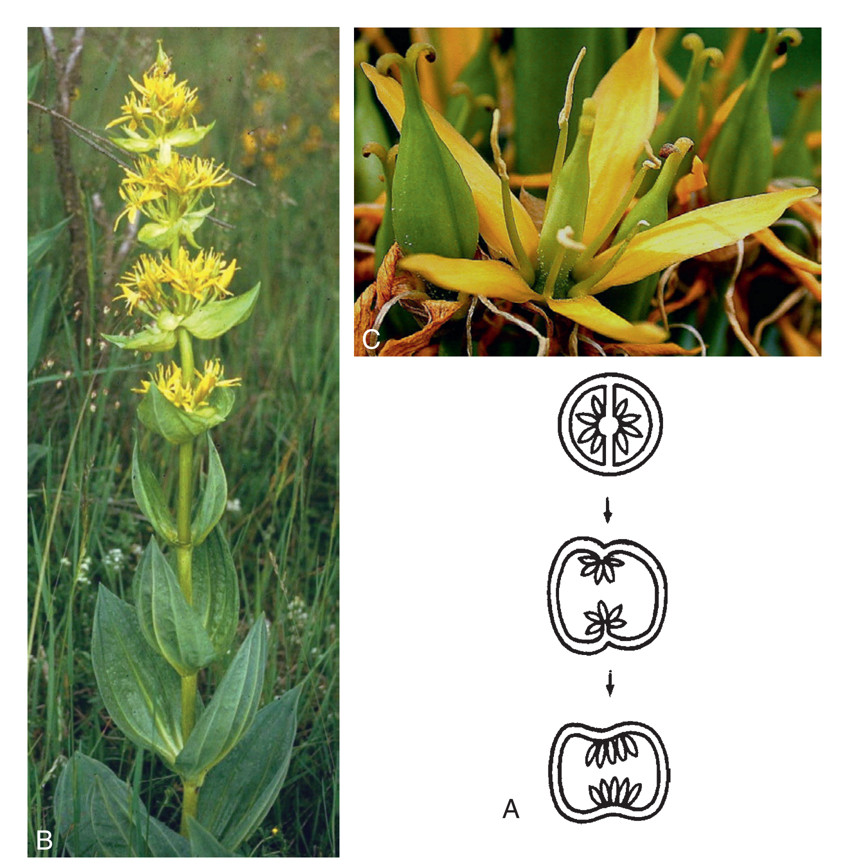


Fig. 11.76.
Gentianacées.
A : l'évolution du gynécée chez les Gentianacées. L'ovaire est biloculaire chez les espèces les plus primitives, uniloculaire chez les autres espèces ; les ovules, portés par les bords des feuilles carpellaires, envahissent les parois carpellaires chez les Gentianes. En haut, espèce tropicale ; au milieu, placentation pariétale de la Petite centaurée ; en bas, placentation laminale de la Gentiane jaune. B : port de la Gentiane jaune. C : détail d'une fleur de Gentiane jaune, presque dialypétale et fruits en formation.

En fait, on assiste (fig. 11.76 à droite) dans la famille au passage de carpelles « fermés » à placentation axiale (quelques espèces primitives) à ceux à placentation pariétale (chez la Petite centaurée, les placentas avancent encore très fortement vers le centre), voire laminale (les ovules couvrent alors toute la paroi interne des carpelles : Gentianes).

Les Gentianes comprennent 360 espèces dont beaucoup croissent dans les montagnes tempérées.

La *Gentiane jaune* (fig. 11.76 à gauche) est une grande plante vivace, de un mètre de haut environ, dont on récolte les racines pour préparer des vins amers et apéritifs ; on la rencontre à des altitudes variées, entre 500 à 2 500 m.

Les Gentianes bleues alpines, comme la *Gentiane acaule* sont beaucoup plus petites et ne comprennent souvent qu'une fleur.

La *Petite centaurée*, espèce de plaine aux fleurs roses en cyme typique se rencontre dans toute la France (les anthères s'enroulent en spirale après la déhiscence).

Les *Loganiacées* (400 espèces tropicales), plus primitives, comprennent des arbres et des arbustes ; elles se distinguent des *Gentianacées* par la placentation toujours axiale et la présence de phloème interne ; elles annoncent les *Rubiacées* par la présence de stipules mais s'en distinguent par leur ovaire supère. Les *Strychnos* comprennent une soixantaine d'espèces d'arbres à fruits charnus réparties dans les régions tropicales de l'Asie, de l'Afrique et de l'Amérique. Les noix vomiques (graines du *S. nux-vomica* ou Vomiquier) et les Fèves de Saint-Ignace (graines du *S. ignatii*) contiennent des alcaloïdes tétanisants dont la strychnine : d'autres espèces de *Strychnos* possèdent des principes curarisants et entrent dans la composition de certains curares. Les *Gelsémiacées* (11 espèces) en ont été séparées récemment et comprennent notamment une liane du genre *Gelsemium*, utilisé également en homéopatie comme les *Strychnos*.

Apocynacées[160]

Les Apocynacées comprennent 4 700 espèces, surtout arbustives, habitant surtout les régions chaudes.

Appareil végétatif

Ce sont des arbres, des arbustes, des lianes, plus exceptionnellement des espèces cactiformes ou des herbes vivaces comme les quelques espèces rencontrées dans toute la France : Pervenche (fig. 11.77), Dompte-venin.

Les feuilles sont opposées ou verticillées.

Un appareil sécréteur à latex est toujours présent (certaines espèces *d'Apocynacées* ont été jadis utilisées pour l'obtention de caoutchouc). On note la présence de phloème interne.

Appareil reproducteur

Les fleurs, groupées en cymes (regroupées elles-mêmes en grappes ou en ombelles), de formule florale 5-5-5-2, présentent des caractères remarquables :

Corolle

La corolle à préfloraison tordue (rarement valvaire) est doublée fréquemment par des *appendices corollins* formant une couronne à l'intérieur de la corolle. De plus, chez différentes *Apocynacées* à grandes fleurs, les pièces de la corolle se prolongent fréquemment en de longues languettes (*Strophanthus*, Laurier-rose).

Androcée et gynécée

L'androcée et le gynécée sont très caractéristiques (fig. 11.78).

- *L'androcée*, chez les espèces les moins évoluées, est constitué par cinq étamines libres comprenant, comme c'est la norme, quatre sacs polliniques et dont les anthères, situées *au-dessus des stigmates* du gynécée, ont leurs fentes de déhiscence tournées vers l'intérieur de la fleur : la pollinisation directe est possible.

160. Du genre *Apocynum* (du grec *apo*, loin et *kuôn*, chien), réputé éloigner les chiens.



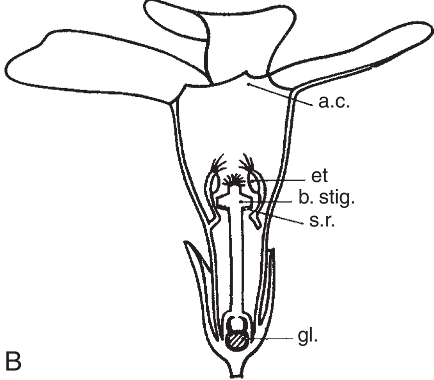


Fig. 11.77.
Grande Pervenche.
A : rameau florifère. B : coupe longitudinale de la fleur (comparer avec le schéma de la figure 11.78); *et* : étamine surmontée d'un prolongement stérile poilu; *b. stig.* : bourrelet stigmatique terminé par un cône court surmonté de 5 faisceaux de poils; *s.r.* : surface réceptive du stigmate; situé à la partie inférieure du bourrelet stigmatique; *a.c.* : appendices corollins formant une petite couronne à la gorge de la corolle; *gl.*, : glandes nectarifères situées sur les côtés des carpelles et qui, en toute rigueur, ne devraient pas figurer sur ce schéma, car elles se trouvent en avant et en arrière du plan de la coupe longitudinale.

Puis, les anthères « descendent », se placent latéralement *au-dessous* du niveau des 2 stigmates généralement soudés en un plateau stigmatique; parallèlement le sommet de l'étamine développe un *apex stérile* (plumeux chez quelques espèces) qui se recourbe au-dessus des stigmates formant une sorte de dôme, tandis que les deux styles différencient, en dessous, un *bourrelet* rond sur lequel reposent les anthères.

Dès lors, la pollinisation *directe est devenue impossible*. Il faut un insecte. Celui-ci, recherchant les nectaires situés à la base de l'ovaire, se faufile plus ou moins entre les étamines et les carpelles, se charge ainsi de pollen, dont les grains sont encore libres, qu'il déposera ensuite sur la partie fertile du plateau stigmatique d'une autre fleur. La fleur de Pervenche illustre bien ce stade.

Chez le Laurier-rose le rapprochement des étamines et du stigmate entraîne la disparition des deux sacs polliniques les plus externes (qui se réduisent à 2 cornes).

- *Puis, le rapprochement* des étamines s'accentue : leurs filets se soudent fréquemment et les cinq anthères s'appliquent étroitement sur les styles dont le bourrelet stigmatique, primitivement rond, devient *pentagonal*[161].

161. Cette connection étroite des anthères et des stigmates correspond à la notion de *gynostège* (du grec *stegé*, toit; les étamines forment comme un toit autour du gynécée).

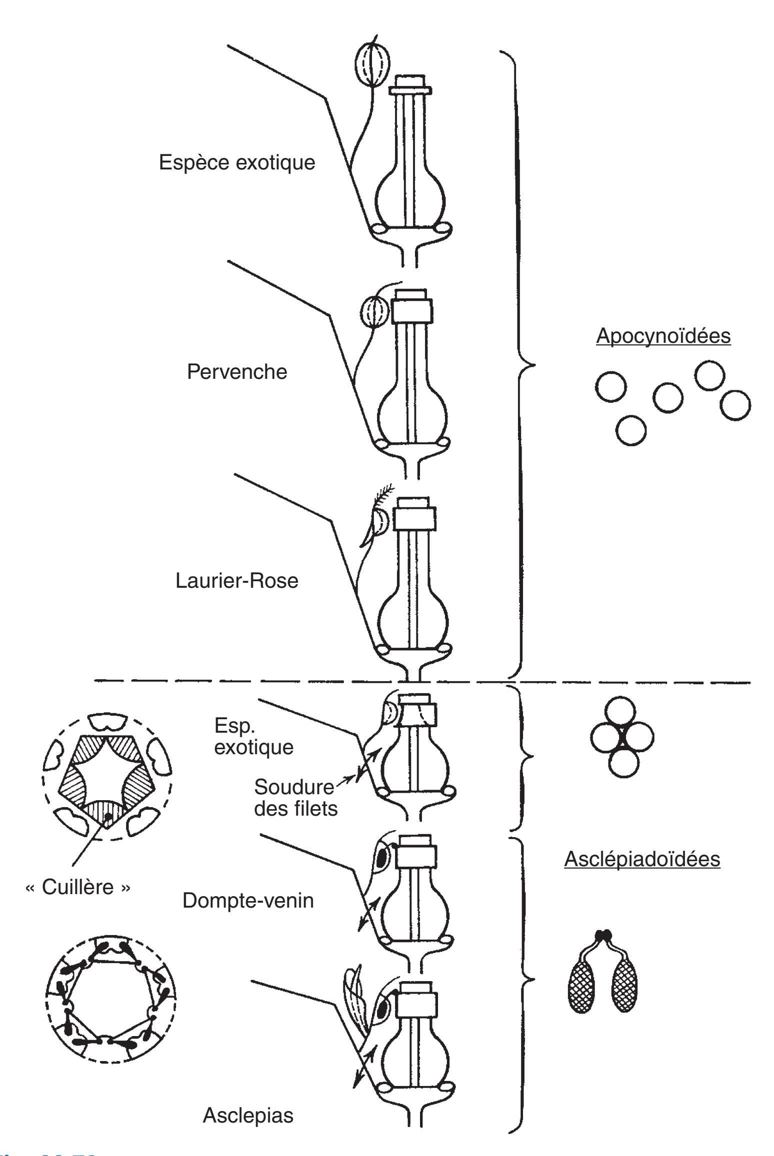


Fig. 11.78.
La fleur chez les Apocynacées.
Schémas traduisant l'évolution à partir d'une espèce primitive d'Apocynacée, en haut. Ces schémas montrent également l'individualisation des deux sous-familles, Apocynoïdées et Asclépiadoïdées.

Parallèlement, les modalités de la pollinisation croisée par les insectes atteignent un rare degré de perfectionnement, comparable à celui que nous avons vu chez les *Orchidacées* :

- dans un premier temps, les grains de pollen sont réunis par quatre, c'est-à-dire en *tétrades*. Ces dernières tombent dans cinq cavités *en forme de cuillère*, creusées aux angles du bourrelet stigmatique. Lisses à la partie supérieure qui correspond au manche de la cuillère, ces cavités sécrètent à leur base des substances visqueuses qui agglomèrent le pollen et facilitent son transport par les insectes, qui, dérapant sur la surface lisse du stigmate, enfoncent leurs pattes dans les « cuillères » et accrochent la masse pollinique gluante. Chaque « cuillère » recueille ainsi le pollen des deux loges (appartenant chacune à une étamine différente) qui lui font face (fig. 11.78),
- chez les espèces plus évoluées, comme le Dompte-venin, le pollen de chacune des loges est aggloméré en une seule masse, une *pollinie*. De plus, à chaque angle supérieur du bourrelet stigmatique, la « cuillère », réduite à une double glande visqueuse[162], différencie deux diverticules visqueux ou *caudicules* joignant les deux pollinies les plus proches (qui, là encore, appartiennent à deux étamines différentes, [fig. 11.78]). L'ensemble formé par les deux pollinies, la double glande visqueuse et les deux caudicules, s'accroche facilement aux pattes des insectes et assure au mieux la pollinisation croisée[163].

Enfin, chez les espèces évoluées, comme les Asclépiades[164] (fig. 11.79) où la surface du plateau stigmatique est très importante, formant une véritable aire d'atterrissage pour les insectes, un dispositif supplémentaire attire les insectes : chaque filet staminal porte, vers l'extérieur et à sa partie supérieure, un cornet pétaloïde au centre duquel s'élève un appendice cornu ; l'ensemble prend l'aspect d'une corolle supplémentaire.

- *Le gynécée*, en plus des dispositifs que nous venons de décrire (bourrelet stigmatique, connexion étroite avec les étamines) est remarquable par ses *deux carpelles libres, seulement soudés au sommet* par les styles et les stigmates.

Cette indépendance des carpelles est acquise secondairement : les styles encore soudés et le fait que, chez certaines espèces d'*Apocynacées*, les deux carpelles soient entièrement soudés[165] indiquent que le gynécée était primitivement gamocarpellé.

Les styles et les stigmates *se fanent* après la fécondation ; les deux carpelles libres se transforment chacun en *un follicule*, contenant des *graines plumeuses*.

Fréquemment durant la maturation du fruit, les deux carpelles s'écartent : ce fait est dû à un allongement plus rapide de la région placentaire portant les graines, lesquelles produisent de l'auxine (fig. 11.80).

162. Selon les auteurs, ces glandes sont aussi dénommées corpuscules, ou rétinacles.
163. Ces différents dispositifs (cuillères, pollinies…) qui facilitent la translation du pollen d'une fleur à une autre, sont appelés translateurs.
164. Du genre *Asclepias* (dédié à Esculape – Asclepios – dieu de la Médecine).
165. Le fruit est alors charnu, baie ou drupe.

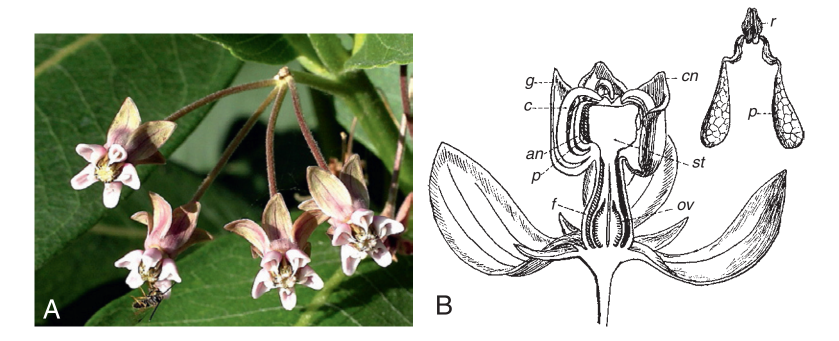


Fig. 11.79.
Asclépiade.
A : ombelle. B : coupe de la fleur et, à droite, translateur formé par deux pollinies, *p*, réunies par un rétinacle, *r*. (Comparer au schéma de la figure 11.78); *g*, cornet staminal; *c*, corne staminale; *cn* couronne formée par les cornets staminaux; *an*; anthère, *p*, pollinies; *st*, stigmate; *f*, tube formé par la soudure des filets des étamines; *ov*, ovaire.



Fig. 11.80.
Double follicule chez deux espèces d'Asclépiades.
A : chez l'*Arbre aux perruches*, avant ouverture. B : chez le *Gomphocarpe* pendant l'ouverture d'un des follicules, libérant des graines à aigrette (anémochorie).

Principales espèces

En herborisation dans nos régions, on ne rencontre que la Petite Pervenche (*Vinca minor*) et le Dompte-venin.

Les principes actifs des *Strophanthus* (hétérosides cardiotoniques), des *Rauwolfia* (alcaloïdes hypotenseurs), des Pervenches (alcaloïdes adrénolytiques), des *Catharanthus* (alcaloïdes anticancéreux), des *Ochrosia* (alcaloïdes anticancéreux) – sont utilisés en pharmacie.

Le Laurier-rose (*Nerium oleander*) est fréquemment cultivé comme plante ornementale dans le Midi. Cest une espèce des plus toxiques.

Rubiacées

Généralités

Avec 10 900 espèces essentiellement *ligneuses*, les *Rubiacées*[166] – sont une très vaste famille, mais dont on ne peut saisir l'importance, comme pour les *Euphorbiacées*, que sous les *tropiques*.

Les quelques genres qui habitent les régions tempérées, comme les Garances, les Caille-lait, sont des plantes herbacées *à aspect très particulier* qui ne donnent qu'une image très partielle de la famille (fig. 11.81).

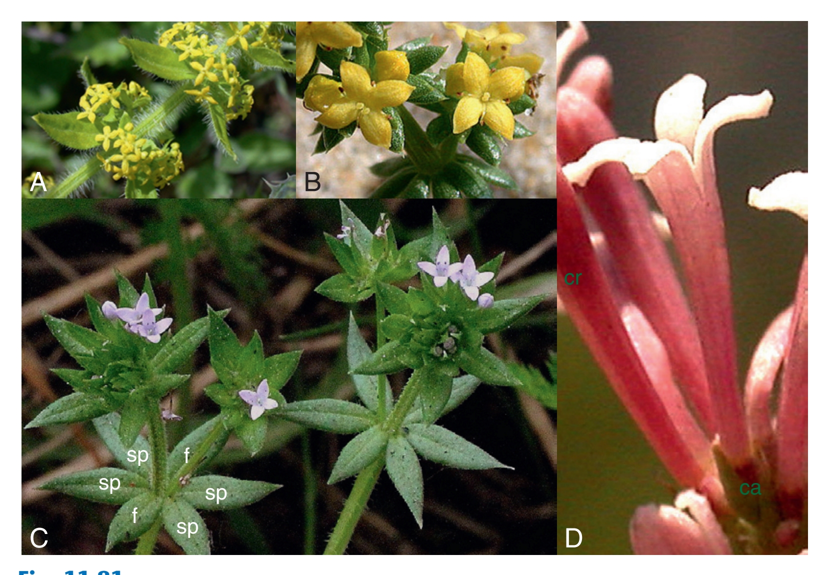


Fig. 11.81.
Rubiacées des régions tempérées.
A : fleurs et feuilles de *Gaillet croisette*. B : fleurs de *Caille-lait des sables*. C : *Shérardie* en fleurs. D : *Aspérule raide* (*f* : feuilles ; *sp* : stipules ; *ca* : calice ; *cr* : corolle).

---

166. Du genre *Rubia*, Garance, dont une espèce était utilisée autrefois pour ses propriétés tinctoriales rouges (*ruber*, en latin), notamment pour les pantalons des officiers français en 1914.

Ajoutons que pour le pharmacien, les *Rubiacées* sont la famille du Quinquina (fig. 11.82), de l'Ipéca et du Caféier, espèces toutes riches en alcaloïdes.

Appareil végétatif

Les *Rubiacées* sont typiques par leurs feuilles simples, opposées, à stipules bien développées (fig. 11.83). Celles-ci peuvent se réunir en une seule pièce (parfois en forme d' « ochréa »), qui peut ensuite se subdiviser.

Chez les Caille-lait, on assiste au même phénomène, mais les feuilles (reconnaissables à ce qu'elles axillent généralement un bourgeon) sont *très simplifiées*, sessiles et sans pétiole. Conjointement les stipules sont *devenues foliacées*, tout à fait semblables aux vraies feuilles et l'ensemble constitue autour de la tige un pseudo-verticille par *détournement évolutif*.

Secondairement, la disposition opposée des feuilles entraîne chez les Caille-lait et plantes affines (Aspérule, Garance, Shérardie), comme pour les Lamiacées (*cf.* p. 237), une tige carrée : mais là encore, cette disposition ne peut se manifester que chez les espèces herbacées : si les formations secondaires fonctionnent (tige ligneuse), on a une section circulaire.



Fig. 11.82.
Rubiacées tropicales.
Rameau florifère de *Quinquina* (A) ; Rameau florifère de *Caféier* (B) et *fruit charnu* (C) contenant 2 grains blancs.

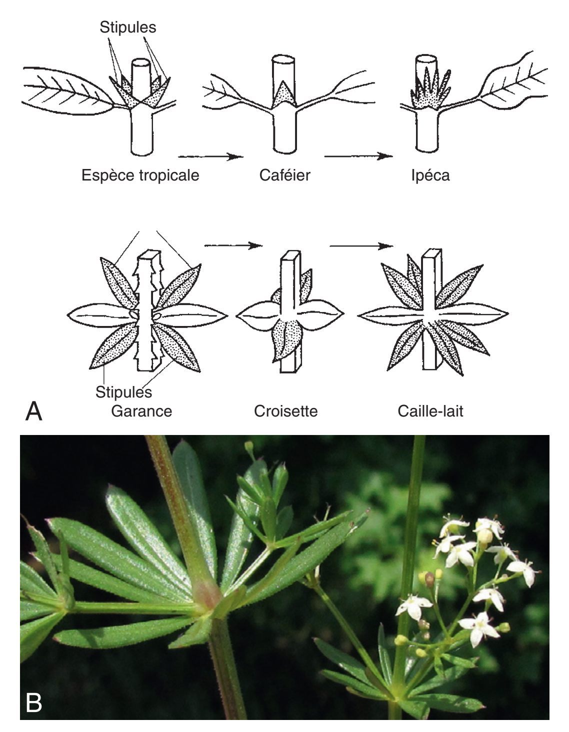


Fig. 11.83.
Les stipules chez les Rubiacées.
A : schémas. B : *Caille-lait* blanc : on distingue les feuilles (f) des stipules par la présence des bourgeons axillaires ou, ici, par leur transformation en rameaux.

Certaines espèces présentent, à la naissance des nervures secondaires et à la face inférieure du limbe, des cavités ou *scrobicules* à l'intérieur desquelles vivent de petits acariens ou encore, dans des troncs boursouflés, des colonies de fourmis (espèces *myrmécophiles*).

Appareil reproducteur

Les fleurs (fig. 11.81 et 11.84) des *Rubiacées* de type 5-5-5-2 (ou 4-4-4-2) sont petites, régulières, généralement blanches, tubuleuses et à préfloraison valvaire ; leur calice est *très réduit* et elles sont groupées en cymes *souvent contractées*[167].

L'ovaire est *infère*, bicarpellé et surmonté d'un *disque nectarifère.*

Classification et plantes importantes

On distingue trois groupes de plus en plus évolués :

1. ***Celui des Quinquinas*** et de leurs alliés (Gardénia…).

167. Cette contraction, chez certaines espèces exotiques, peut aller jusqu'à la soudure des ovaires voisins dans l'inflorescence.

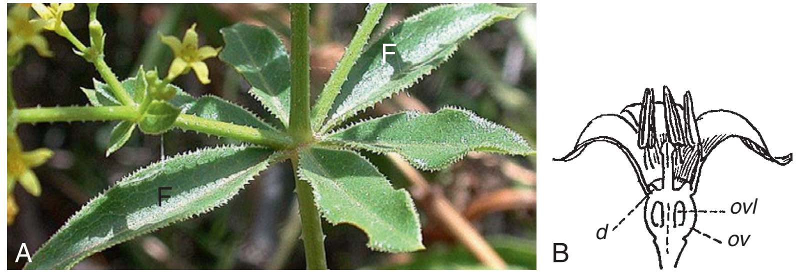


Fig. 11.84.
Rameau fleuri et coupe longitudinale de la fleur de Garance voyageuse (*ov* : ovaire, *ovl* : ovule ; *d* : disque nectarifère).
Le calice, ici inexistant, est toujours très réduit chez les Rubiacées ; les étamines sont soudées à la corolle comme c'est le cas chez la plupart des Astéridées. Les deux feuilles (f) de chaque nœud sont indiquées, les autres sont des stipules.

Ce sont des arbres, des arbustes, plus rarement des herbes, parfois des lianes, *tous tropicaux*. Chez les Gardénias, arbustes primitifs à fleurs tétramères ou hexamères (*cf.* les fleurs du Jasmin, p. 236), l'ovaire est semi-infère.

Les carpelles sont pluriovulés et suivant que le fruit est charnu ou sec, on a une baie (Gardénia) ou une capsule (Quinquina).

2. ***Celui des Caféiers et alliés (Ipéca...)***

Ce groupe comprend également des *plantes tropicales ligneuses et à feuilles quelconques*, stipulées. Ici, les carpelles sont uniovulés.

Le fruit est très généralement charnu, c'est une drupe à deux noyaux (ex : Caféier (fig. 11.82. B et C)[168].

3. ***Celui des Caille-lait*** *et de leurs alliés* (Garances, fig. 11.83 et 11.84).

Ce sont des plantes herbacées des régions tempérées.

Nous trouverons, en herborisation, des Caille-lait blancs et jaunes, la Croisette, le Gratteron.

Ce sont des plantes évoluées par détournement nettement différentes des autres *Rubiacées*. Nous avons vu que les feuilles et les stipules, absolument semblables, forment des pseudo-verticilles et que leur tige est *carrée*. Les fleurs sont, de plus, généralement devenues secondairement *tétramères*.

On trouve ainsi : 4S, 4P, 4*E*, 2*C*. Les carpelles sont *uniovulés* et le fruit est généralement sec[169] : c'est un *diakène*.

LAMIALES

Les Lamiales, composées de plus de 22000 espèces sont réparties en 21 familles. Ici la zygomorphie de la corolle, souvent bilabiée, entraîne la perte de 1 (voire 3) étamines. Le port herbacé domine. Les feuilles sont opposées

168. Qui ressemble à une petite cerise. Chaque noyau contient une graine blanche à albumen corné et munie d'un repli ventral (le « sillon »). Privée de son tégument par un polissage (des traces de téguments restent souvent dans le sillon) et torréfiée, chaque graine constitue un « grain de café ».
169. Les Garances sont encore pentamères (fig. 11.84) et possèdent un fruit charnu.

chez les *Oléacées*, les *Lamiacées*, *Acanthacées*. Les feuilles opposées et alternes se cotoient au sein d'une même famille (*Plantaginacées*, *Scrofulariacées*), parfois d'un genre (Véronique) voire sur la même plante dont les feuilles de la base sont opposées et deviennent alternes dans le haut (Scrofulaire de printemps). Les principales familles sont, dans l'ordre d'importance, les *Lamiacées*, les *Acanthacées*, les *Gesnériacées*, les *Orobanchacées*, les *Scrofulariacées*, les *Plantaginacées* et les *Verbénacées*.

Oléacées

Cette famille, ligneuse et subtropicale, est la plus primitive du groupe des Lamiales. C'est la famille de l'Olivier (*Olea*, en latin, huile), fig. 11.85, comprennent des *plantes ligneuses* (800 espèces) des régions tropicales et tempérées.

Les feuilles, opposées, sont parfois composées-pennées comme chez les Jasmins, les Frênes. De même, toujours chez les Frênes, les fleurs peuvent être dialypétales ou apétales. Elles sont, de plus, devenues secondairement unisexuées.

Les fleurs ne possèdent que deux étamines seulement.

Les pétales et les sépales sont également des multiples de deux : 4 et 4.

Chez quelques espèces primitives, comme les Jasmins, il existe encore trois verticilles périanthaires, soit un calice et deux cycles de pétales plus ou moins complets, ce qui conduit à des corolles pentamères, hexamères, heptamères… L'addition de ces verticilles décale la position des étamines et des carpelles, les premières (ailleurs latérales) deviennent antéro-postérieures, les seconds (ailleurs antéro-postérieurs) deviennent latéraux.



Fig. 11.85.
Olivier.
A : rameau florifère. B : fleur. C : corolle fendue et étalée. D : drupes.

La torsion de la corolle qui caractérise la préfloraison tordue (engendrant un bord recouvert et un bord recouvrant pour chaque pièce) n'est pas présente chez toutes les espèces, certaines possédant une préfloraison valvaire, dans laquelle les pétales se touchent bord à bord (*cf.* note p. 194).

Les carpelles «fermés» sont au nombre de deux. La formule formule florale type est donc :

4S, 4P, 2E, 2C

Le fruit est très variable : c'est un des traits de la famille.

- Lorsque plusieurs ovules se développent (en général 4 – deux par loges – mais parfois plus ; ex. *Forsythia*) :
  - le fruit sera une capsule ; ex. : Lilas ;
  - ou une baie : ex. : Troène.
- Lorsque tous les ovules avortent sauf un, le fruit sera indéhiscent :
  - soit une drupe comme chez l'Olivier ;
  - soit un akène ailé (ou samare) chez les Frênes.

L'Olivier, les Frênes, les Lilas, les Troènes, les Forsythia, sont les genres les plus intéressants en culture.

Lamiacées[170]

Généralités

Les Lamiacées comprennent 6 500 espèces dont l'aire de dispersion est *extrêmement étendue*, mais avec une prépondérance pour les *régions méditerranéennes* : Thym, Lavande, Romarin caractérisent la flore des garrigues. Les Lamiacées sont rares, par contre, dans les régions arctiques et en haute montagne.

C'est une famille très *homogène* : une *Lamiacée* est facile à reconnaître.

Appareil végétatif

- ***Ce sont des herbes*** (fig. 11.86) ***à tiges quadrangulaires*** (souvent renflées aux nœuds) se multipliant, en une même saison, à l'aide de rejets aériens (stolons) ou rhizomateux ; en climat méditerranéen, ce sont des *chaméphytes* (fig. 11.81) comme les Thyms, Lavandes (la tige, ligneuse et vivace, est alors arrondie en raison du fonctionnement répété des assises génératrices secondaires, circulaires). En régions tropicales, on rencontre des arbustes chez les genres *Clerodendron* et *Orthosiphon* et quelques arbres comme des *Vitex* et le Teck, typique des forêts tropicales de mousson d'Asie.
- ***Les feuilles sont simples***[171] ***et toujours opposées***. Elles sont, chez les espèces vivant dans les endroits secs, coriaces et présentent des adaptations leur permettant de réduire leur transpiration (feuilles velues à limbe enroulé pardessous ; stomates enfoncés).
- ***Ce sont des plantes à essence*** dont l'odeur se dégage par simple attouchement : en effet, la localisation des huiles essentielles est très externe ; elles se forment dans des poils à essence et se localisent sous la cuticule qui se soulève.

---

170. Du genre *Lamium*, (du grec *laïmos*, gueule ouverte ; forme de la corolle), Lamier.
171. Quelques exceptions existent : les *Vitex*, l'Orthosiphon et même une espèce de Sauge à feuilles pennées.

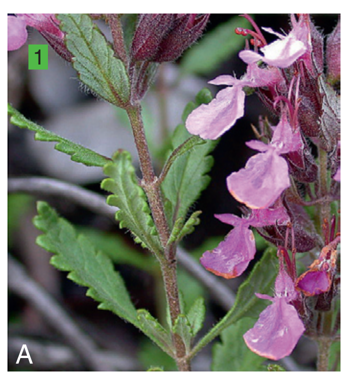




Fig. 11.86.
Tige et inflorescence d'une Lamiacée.
A : Germandrée petit-chêne. B : fleur isolée de Germandrée d'Orient; *ét*, 4 étamines; *st*, stigmate. On notera ici que les deux pétales supérieurs (*ps*) sont réduits et ne forment pas de lèvre supérieure mais descendent sous les organes reproducteurs pour former une lèvre unique 0/5 (*cf.* fig. 11.87).

Appareil reproducteur

Les inflorescences

Les inflorescences, situées à l'aisselle des feuilles supérieures, sont du type de la cyme : d'abord bipares, puis unipares par manque de place. Elles sont fréquemment condensées en glomérules et, souvent, simulent autour de la tige un verticille de fleurs (et, si les entre-nœuds sont très courts et les feuilles réduites à des bractées, un capitule : Menthes)

La fleur

Le plan de symétrie vertical a pour résultat une corolle zygomorphe et la perte de l'étamine supérieure.

- ***La corolle*** *est typiquement bilabiée*, d'où le nom de Labiées donné par les premiers botanistes : une lèvre est formée des deux pétales supérieurs, l'autre des trois pétales inférieurs.
- ***L'androcée*** est à quatre étamines *didynames* (2 longues et 2 courtes) mais on trouve chez quelques rares *Lamiacées* tropicales une cinquième étamine (la supérieure) et, quelques genres dont les Sauges, le Romarin, n'ont plus que deux étamines.
- ***Le gynécée*** comporte, *disposés sur un disque nectarifère toujours présent*, deux carpelles soudés qui se subdivisent chacun par une *fausse cloison* en deux demi-loges, chacune contenant un ovule. Le style unique qui semble partir de la base est dit *gynobasique*. Chez quelques espèces tropicales primitives, le style est encore terminal; il est intermédiaire chez la Bugle.

Le fruit

Le fruit est un tétrakène *logé au fond d'un calice persistant*, chaque demi-carpelle donnant naissance à un akène élémentaire.

Variations et principales espèces

Cette famille étant très homogène, les variantes sont peu nombreuses.

Nous noterons d'abord des variations assez secondaires de la forme du calice et de la corolle.

- Le *calice*, formant généralement un tube régulier, peut être bilabié (Sauge, Romarin) ou présenter des dents supplémentaires (six à dix chez la Ballote).
- La *corolle* (fig. 11.87), presque régulière chez les Menthes, peut voir la lèvre supérieure se réduire considérablement (Bugle).
- Plus intéressantes sont les particularités des étamines chez quelques espèces comme les Sauges, les Romarins.

Les *Lamiacées* sont, en effet, des plantes très entomophiles (les miels de Lavande, de Romarin, sont réputés). *Cette entomophilie se traduit dans certains cas, par des dispositifs remarquables*. Par exemple, chez les Sauges (où il n'y a que deux étamines fertiles), le connectif séparant les deux loges s'allonge en forme de balancier (fig. 11.88). Une des loges devient stérile, la tête de l'insecte butte sur cette dernière et rabat ainsi la loge fertile sur son dos.

De nombreuses *Lamiacées* seront rencontrées en herborisation, Lamier blanc. Lierre terrestre, Bugle, Ballote fétide, Origan, Serpolet, Sauge des prés…

Beaucoup de *Lamiacées* sont utilisées en Pharmacie et en parfumerie pour leurs essences : Lavande, Menthe, Sauge officinale, Mélisse…

Quantités d'aromates appartiennent à cette famille : Thym, Romarin, Origan, Marjolaine, Sarriette, Basilic…



Fig. 11.87.
Variation de la corolle bilabiée chez les Lamiacées.



Fig. 11.88.
Sauge des prés, portion d'inflorescence et étamine.
lgf : loge fertile. *lgs* : loge stérile. *cn* : connectif. *f* : filet.

Enfin plusieurs sont cultivées, comme les Sauges à fleurs rouges… *Stachys tuberifera* fournit les Crosnes du Japon, utilisés comme légume.

Des formes arbustives (Clérodendrons, Orthosiphon [diurétique]) voire arborescentes (Teck, utilisé pour son bois) existent dans les régions tropicales.

Chez les Verbénacées (1 150 espèces, surtout tropicales), famille très proche des Labiées, le style est terminal. À cette famille appartient la Verveine citronnelle (fig. 11.89, *Aloysia triphylla*), utilisée en infusion comme digestif antispasmodique et le *Lantana* (fig. 11.89), peste végétale tropicale et arbustive.

Plantaginacées

Généralités

Les *Plantaginacées*[172] avec 1 900 espèces cosmopolites sont surtout représentées dans les régions tempérées et méditerranéennes. La Digitale est bien connue des pharmaciens et des jardiniers (fig. 11.90).

Les Callitriches (15 espèces cosmopolites) et la Pesse d'eau (*Hippuris*), fortement modifiées par leur habitat aquatique, y sont inclus sur des critères de phylogénie moléculaire.

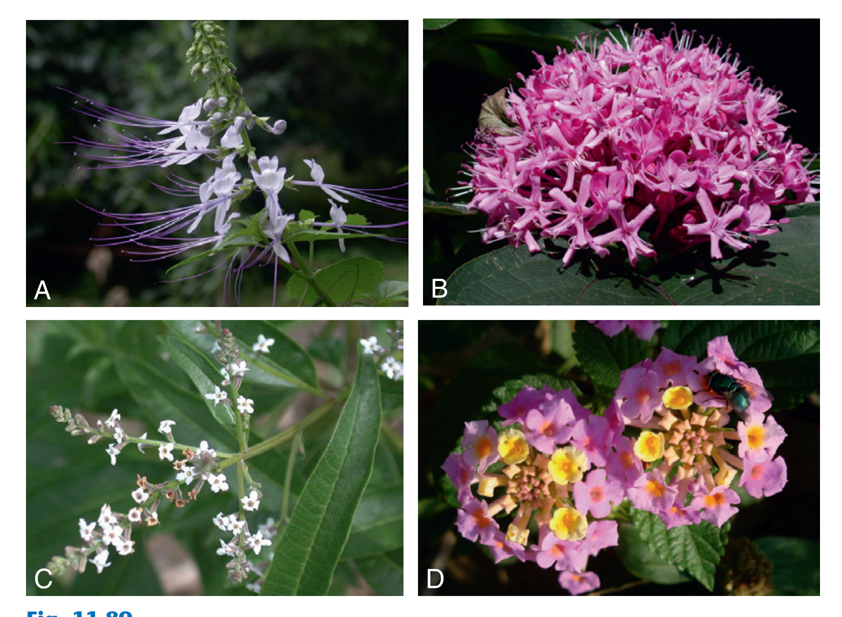


Fig. 11.89.
Lamiacées tropicales (A) et Verbénacées (B à D).
A : *Orthosiphon* : noter la corolle bilabiée 4/1. B : *Clerodendron*, à corolle régulière. C : *Verveine-citronnelle*. D : *Lantana*, genre invasif.

172. De *Plantago* (du latin *planta*, plante du pied : forme en rosette des feuilles), le Plantain.

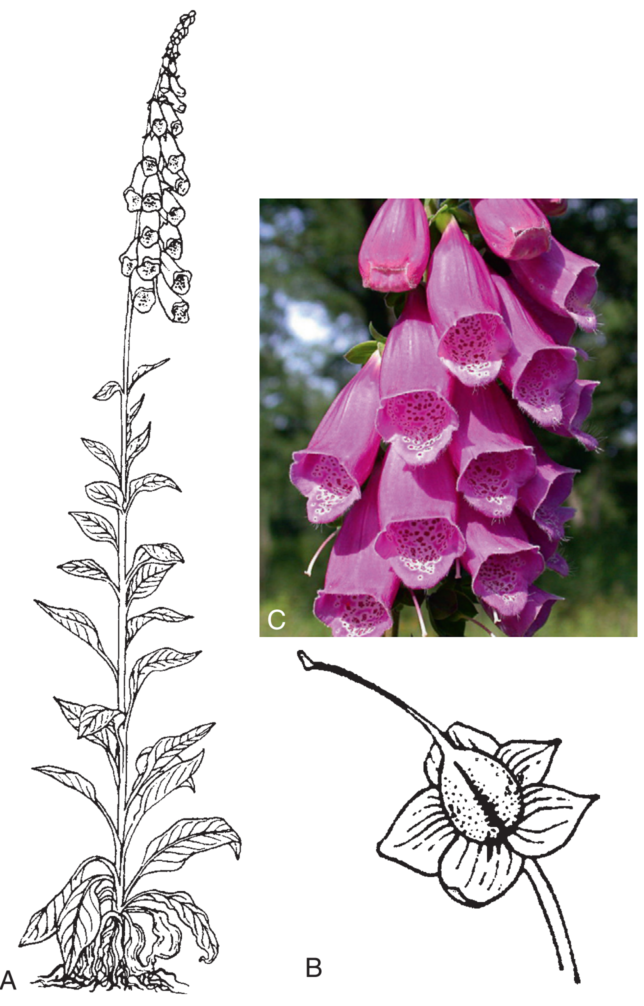


Fig. 11.90.
Digitale pourpre.
A : port de la plante. B : le fruit. La digitale est une herbe bisannuelle : la première année il se forme une rosette de feuilles ; la seconde année apparaît une hampe florale de grande taille. C : l'inflorescence.

L'aspect des espèces de ce groupe est *varié*, mais la fleur est toujours à plan de symétrie vertical, avec deux étamines plus grandes que les autres et *les deux carpelles généralement pluriovulés donnent, à maturité, une capsule*.

Appareil végétatif
Ce sont des plantes surtout *herbacées*.

Les feuilles, généralement *simples*, sont souvent opposées, mais l'on trouve des feuilles isolées ou en rosettes comme chez la Digitale. Chez la Pesse d'eau, les feuilles sont verticillées et donnent un aspect de Prêle.

Appareil reproducteur

La fleur

L'inflorescence est variée, souvent en grappe ; en épi chez les les Plantains (fig. 11.92) ou capitule chez les Globulaires (fig. 11.92).

En raison de son plan de symétrie vertical, la fleur est généralement zygomorphe et l'étamine supérieure est presque toujours absente.

La corolle, en principe bilabiée (la lèvre supérieure comprenant deux pétales et la lèvre inférieure résultant de la soudure de trois pétales), est, en fait, *d'aspect très variable* (fig. 11.91). Adaptées à une pollinisation anémophile, les fleurs des Plantains (260 espèces) sont groupées en épis et pratiquement régulières. Dans le reste du groupe, l'entomogamie dominante se traduit par des fleurs zygomorphes, colorées, parfois adaptées à un type de pollinisateur. Par exemple, chez les fleurs de Linaire (fig. 11.91 et 11.92) ou de Muflier (fig. 11.91), les deux pétales postérieurs obstruent la gorge de la corolle : seul un insecte puissant, comme un bourdon, peut y pénétrer.

La préfloraison imbriquée de la corolle est variable. Le plan de zygomorphie, vertical, induit chez les Plantains et les Véroniques (fig. 11.91 et 11.92) une corolle *tétramère* par soudure des deux pétales postérieurs[173].

L'androcée comprend typiquement *quatre* étamines dont deux plus fortes (les inférieures), on dit qu'il est *didyname*. Exceptionnellement l'étamine supérieure est représentée par un staminode (*Penstemon*). Les Plantains ont les étamines pratiquement égales et à filet allongé (fig. 11.92). Chez les espèces évoluées, comme les Véroniques, il n'y a plus que deux étamines (fig. 11.91 et 11.92). Nous avons rencontré des variations analogues chez les *Lamiacées*.

Le fruit

L'ovaire comprend typiquement 2 carpelles « fermés » pluriovulés.

Le fruit est une capsule[174], soit déhiscente par des fentes (Digitales, Véroniques), soit par des pores (Mufliers), soit par un couvercle (pyxide des Plantains).

Chez les Callitriches, chaque loge ne contient plus que 2 ovules et le fruit est un tétrakène (*cf.* les *Lamiacées*). Chez les Globulaires où l'ovaire est devenu uniloculaire et uniovulé, le fruit est un akène ; c'est aussi le cas chez la Pesse d'eau[175].

Principales espèces

On rencontre : de nombreuses espèces de Véroniques, aux jolis pétales bleus (fig. 11.92), les Linaires aux fleurs jaunes (fig. 11.92) ou violettes (Linaire cymbalaire) longuement éperonnées. La Digitale pourpre (fig. 11.90) est officinale et ornementale dans les jardins.

---

173. Le calice est alors lui-même réduit à quatre sépales, par avortement.
174. Très rarement une baie (quelques espèces exotiques).
175. L'habitat aquatique de la Pesse d'eau se traduit par une fleur très réduite à périanthe presqu'inexistant, une seule étamine et un seul carpelle développé ; de même la fleur des Callitriches est unisexuée et très réduite.

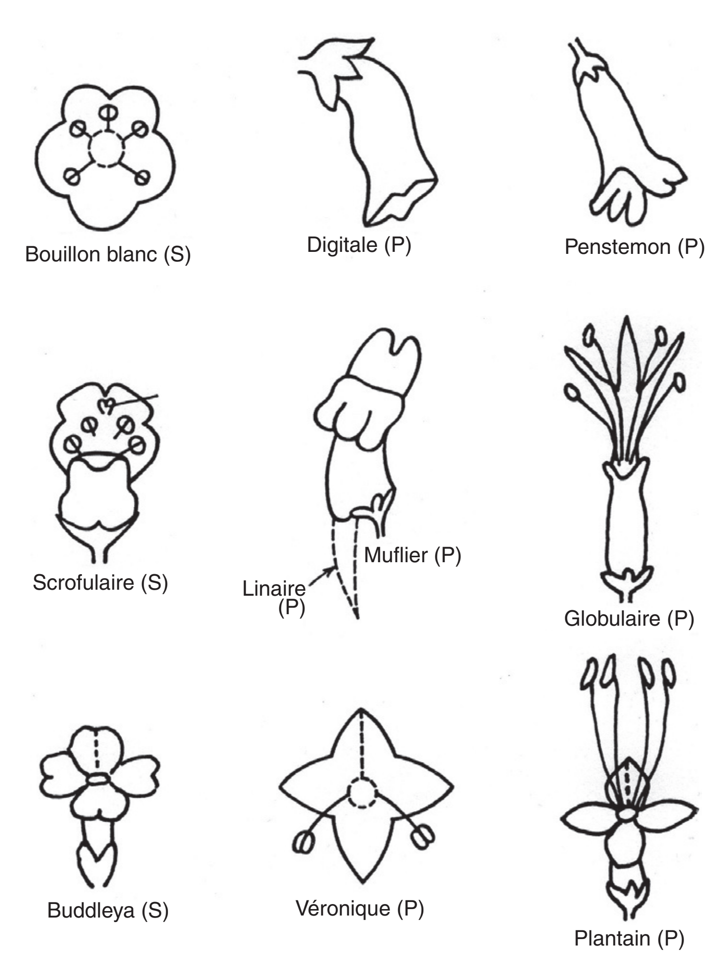


Fig. 11.91.
La corolle des Plantaginacées (P) et des Scrofulariacées (S).
La forme de la corolle fait que les étamines ne sont pas visibles ou dépassent largement le tube de la corolle.

De nombreuses *Plantaginacées* sont d'autre part cultivées : Gueule de loup ou Muflier, Véronique…

Les *Scrofulariacées* (1 800 espèces des régions tempérées et tropicales) sont la famille des Scrofulaires (jadis réputées pour guérir les écrouelles de la scrofule), du Bouillon blanc (à propriétés pectorales), du Buddleya (fig. 11.93 l' « Arbre aux papillons »)… Plus primitive que celle des *Plantaginacées*, cette famille s'en distingue notamment par le mode de déhiscence des anthères.– La corolle est étalée, presque régulière chez le Bouillon blanc et les Molènes (fig. 11.93) où l'étamine supérieure demeure, est en petit tube bilabié chez les Scrofulaires (où une staminode indique la place de cette cinquième étamine); elle devient tétramère (par fusion des deux pétales postérieurs) chez le Buddleya.

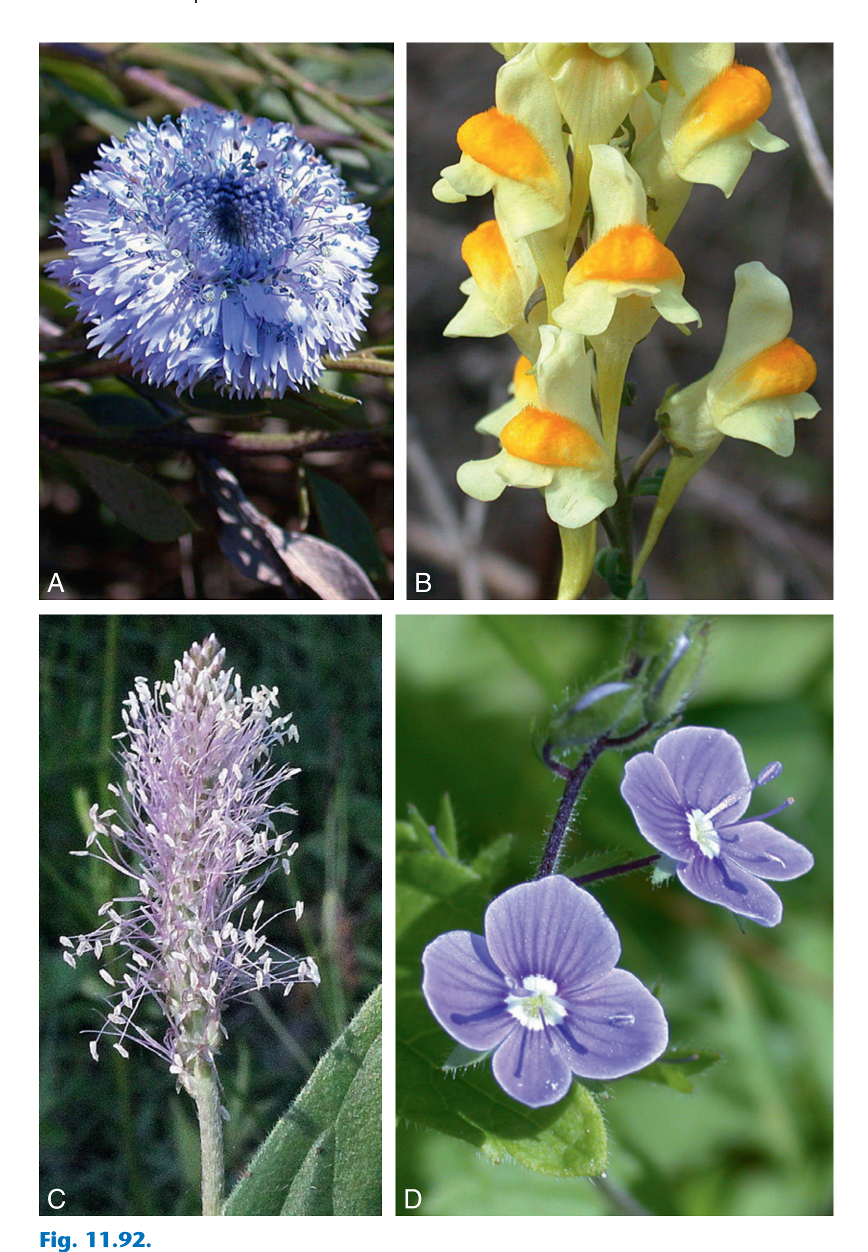


Fig. 11.92.
Plantaginacées.
A : Globulaire turbith. B : Linaire vulgaire; C. Plantain intermédiaire. D : Véronique petit-chêne.



Fig. 11.93.
Scrofulariacées (A à C) et Calcéolariacées (D).
A : *Buddleya* ou *Arbre aux papillons*. B : *Molène noire*, proche du Bouillon blanc. C : *Scrofulaire* noueuse. D : *Calcéolaire*.

Proches des Scrofulariacées sont les *Calcéolariacées*, famille américaine se résumant pratiquement au genre Calcéolaire (300 espèces), souvent planté l'été dans les massifs pour ses belles fleurs jaunes en forme de sabot[176] et les *Phrymacées* (135 espèces) comportant surtout les Mimules ornementales.

Les *Lentibulariacées* (275 espèces, dont les Grassettes et les Utriculaires, fig. 11.94), plantes aquatiques ou palustres, insectivores, sont également très proches. Les premières présentent des feuilles à glandes collantes et digestives et fonctionnent comme des colle-mouches, les secondes capturent activement des animaux aquatiques par leurs *utricules*.

Les *Orobanchacées* (2100 espèces, herbacées des régions principalement tempérées, fig. 11.94), comprennent des hémiparasites (Mélampyre, Rhinanthe, Euphraise, Pédiculaire, Striga africain…) et des holoparasites (Orobanche[177]). Les premiers, possèdent encore de la chlorophylle, mais meurent après la germination de la graine, s'ils ne trouvent pas à se fixer sur une racine hôte ; les seconds sont dépourvus de chlorophylle : le parasitisme se réalise souvent par l'intermédiaire de champignons lesquels reçoivent sucre et matière organique des arbres qu'ils mycorhizent.

Les *Gesnériacées*, (2900 espèces dont les Saintpaulias, Gloxinias, fig. 11.95 Ce sont des plantes herbacées terrestres ou épiphytes des forêts tropicales pluvieuses et une des rares familles à égayer leurs sous-bois. Les fleurs aux couleurs vives, parfois orange, jaunes ou bleues sont souvent pollinisées par les oiseaux. Les feuilles opposées ou en rosettes sont velues et épaisses. Le fruit est une capsule souvent allongée. La différence principale avec les *Plantaginacées* porte sur la placentation pariétale (non axiale et la réunion des anthères didynames deux à deux. Dans les Pyrénées pousse un genre endémique, la Ramondie, relique de la flore tropicale tertiaire d'Europe.

Les *Acanthacées* (3175 espèces dont l'Acanthe [fig. 11.94], *Justicia*…) forment une vaste famille d'herbacées et d'arbustes adaptés aux sous-bois tropicaux. Les feuilles opposées, la corolle bilabiée, l'androcée didyname rendent parfois la distinction malaisée avec une Lamiacée : il faut alors observer en premier lieu le fruit qui est une capsule. Souvent, les inflorescences sont très denses et les bractées sont souvent importantes et parfois elles-mêmes colorées (fig. 11.95 D) ; les odeurs fortes des feuillages des *Lamiacées* ne sont pas perceptibles dans cette famille ni aromatique ni médicinale mais très ornementale par ses fleurs et ses feuilles. Les feuilles de l'Acanthe, seule espèce européenne de cette famille tropicale ont été stylisées sur les chapiteaux corinthiens.

Les *Paulowniacées* (21 espèces de Paulownias) sont avec le Teck et plusieurs *Bignoniacées* les seules Lamiales arborescentes ; on les utilise dans les parcs.

Les *Bignoniacées* (810 espèces tropicales) sont ligneuses grimpantes ou volubiles aux grandes fleurs ornementales (Bignone) ou médicinales (*Perichlaena* à Madagascar), parfois arbres tempérés (Catalpa). Cette famille se distingue par des feuilles opposées, généralement composées-pennées et surtout ses capsules libérant de nombreuses graines ailées. Dans les pays tropicaux, on les utilise pour leur floraison remarquable jaune (*Tabebuia*) bleue (*Jacaranda*[178]) ou rose…

Les *Pédaliacées* (50 espèces herbacées des zones tropicales sèches), sont connues surtout pour le Sésame et l'*Harpagophytum*, aux racines anti-inflammatoires et aux capsules crochues (Griffe du Diable).

---

176. De *Calceolus*, chausson. Ce nom est utilisé aussi pour une espèce d'Orchidée à labelle en forme de sabot, *Cypripedium calceolus* plus connu sous le nom de Sabot de Vénus.
177. De *Orobus*, fève et *anchê*, je mange. Certaines espèces s'attaquent aux Fabacées.
178. *Jacaranda City* est le surnom de Prétoria en Afrique du Sud, dont les avenues bleuissent au printemps austral. Cet arbre vient du Brésil.

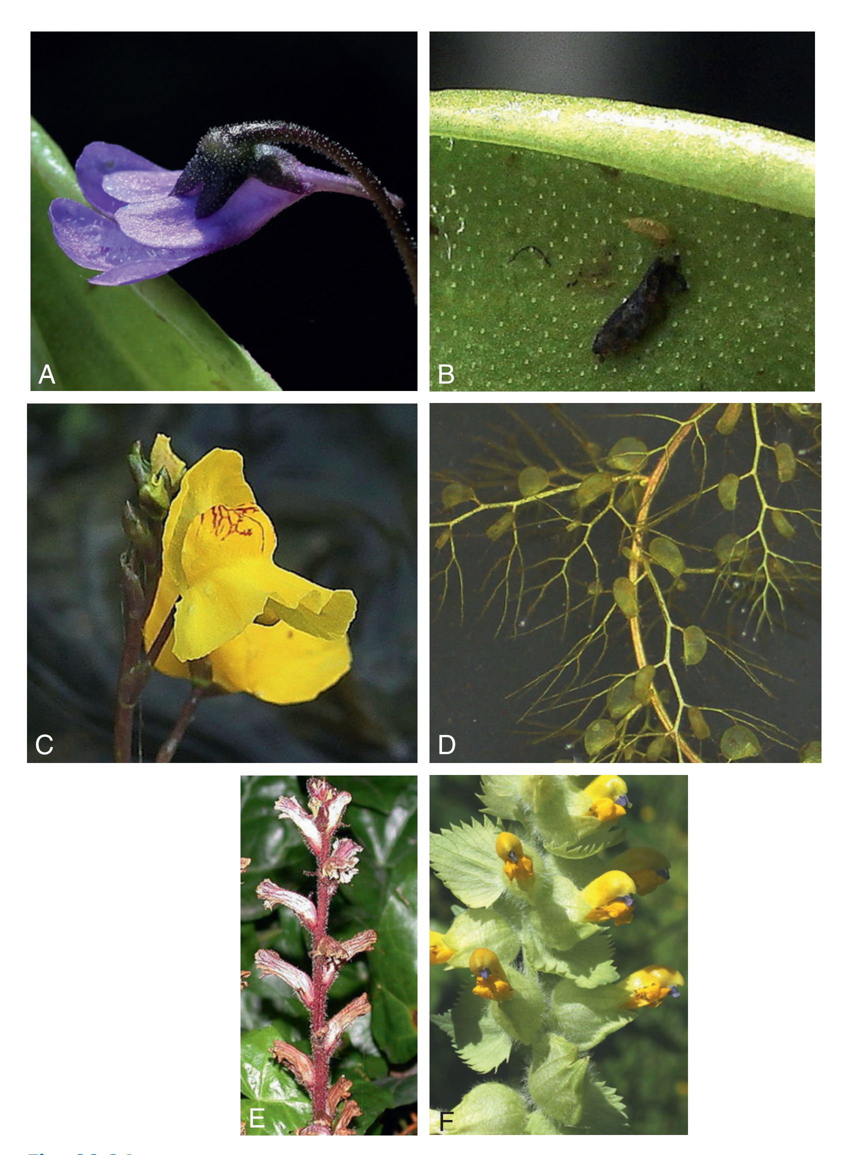


Fig. 11.94.

Lentibulariacées (A à D) et Orobanchacées (E, F).

Grassette : A, fleur éperonnée; B, portion de feuille avec glandes digestives. *Utriculaire* : C, fleur; D, feuilles immergées garnies d'utricules. E : *Orobanche* parasitant le lierre. F : *Rhinanthe*.



Fig. 11.95.
Gesnériacées (A, B) et Acanthacées (C, D).
A : *Saintpaulia* ou *Violette du Cap*. B : *Columnea* montrant les 4 étamines réunies. C : *Acanthe* : la corolle blanche est à une seule lèvre; un sépale la recouvre. D : *Pachystachys* montrant les bractées denses et colorées.

SOLANALES

Les Solanales regroupent 4120 espèces en 5 familles dont deux se partagent la quasi-totalité des espèces : les *Solanacées* et les *Convolvulacées*. Il s'agit d'espèces surtout tropicales avec de rares représentants dans nos régions. La zygomorphie des fleurs n'est souvent qu'esquissée et beaucoup sont régulières (mais en apparence du fait du plan de symétrie oblique); de ce fait, l'androcée garde ses 5 étamines.

Solanacées

Généralités

Les *Solanacées* comprennent 2550 espèces des régions chaudes et tempérées avec un centre important en *Amérique du Sud*, d'où sont originaires la Pomme de terre, la Tomate, le Piment, le Tabac.

Trois quarts des espèces, dont la Pomme de terre, appartiennent au seul genre *Solanum*[179] : il était juste que ce genre donne son nom à la famille.

C'est, pour le pharmacien, la famille de la Belladone (fig. 11.96), de la Jusquiame, du Datura et du Tabac, espèces riches en principes actifs d'une grande importance.

Appareil végétatif

Ce sont surtout des plantes herbacées (avec des espèces arbustives sous les tropiques). On notera la présence de phloème interne.

Les feuilles sont isolées, généralement simples, mais pouvant secondairement se découper plus ou moins, voire devenir composées-pennées comme chez la Tomate ou la Pomme de terre.

L'aspect des *Solanacées* est, de ce fait, assez variable.

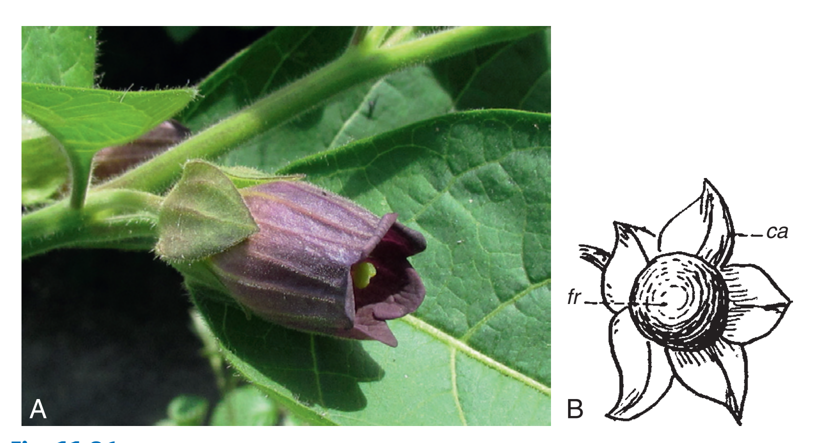


Fig. 11.96.
Belladone.
A : rameau portant des fleurs, *fl* et des fruits. B : baie (*fr*) à calice marcescent (*ca*). Pour rendre leur regard plus pénétrant, les jolies italiennes ou « bella dona » dilataient leurs pupilles à l'aide d'extrait de plante, d'où le nom.

179. Du latin *solari*, calmer : les feuilles de certaines espèces étaient considérées avoir des propriétes calmantes.

Appareil reproducteur

Les inflorescences

Les inflorescences, cymes bipares à l'origine, sont souvent devenues unipares. Il ne reste alors du second élément de la cyme bipare que la bractée. De plus, celle-ci est, elle-même, *décalée* par rapport à la bractée correspondante. Il en résulte que chaque fleur est à l'aisselle de deux bractées à 90° l'une de l'autre : une bractée est en place normale, tandis que la plus grande, provient de la ramification immédiatement inférieure (fig. 11.97).

C'est là un phénomène très particulier, quoique secondaire, que l'on ne rencontre pratiquement que chez les *Solanacées*.

La fleur

La fleur possède une corolle régulière dont la forme est très variable : rotacée (étalée en forme de roue) chez les *Solanum*, en long tube chez le Tabac (fig. 11.103), Datura…

Cette fleur est remarquable par :

- *le calice* qui demeure après la fécondation (calice *marcescent*) et entoure la base du fruit à maturité (Belladone, Jusquiame…). Chez l'Amour en cage

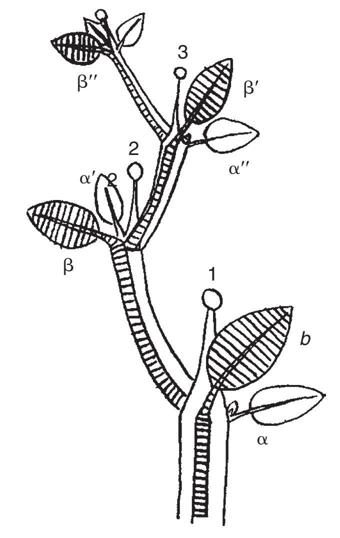


Fig. 11.97.
Inflorescence de Solanacées.
Schéma montrant l'entraînement de l'une des deux bractées de chaque nœud au nœud supérieur. 1, 2 et 3, générations successives de rameaux; *b*, bractée-mère de 1; α bractée axillant la branche de la cyme bipare ne se développant pas (elle reste à l'état de bourgeon); *b*, bractée axillant la branche de la cyme bipare se développant (rameau 2), mais se trouvant entraînée au nœud suivant; α′ et β′ bractées correspondant au rameau 2; αδ et βδ, bractées correspondant au rameau 3, etc. : à chaque niveau, une des branches de la cyme bipare avorte mais garde la bractée qui l'axille; la bractée de l'autre branche est entraînée au nœud supérieur.

(ou Physalis Alkékenge), le calice, (dit *accrescent*) s'accroît, enclôt le fruit et prend une teinte orange ;

- *et surtout, par le plan oblique des deux carpelles*. Ce plan oblique des carpelles (fig. 11.98, fig. 11.99) entraîne, chez certaines espèces, une très légère *zygomorphie* de l'androcée et de la corolle (Jusquiame, par exemple), qui, chez les espèces évoluées comme les Pétunias et alliées, conduit à un androcée et à une corolle nettement zygomorphes ; certaines étamines sont alors réduites à des staminodes.

Les deux carpelles contiennent de nombreux ovules droits ou légèrement courbes.

Chez les *espèces les plus primitives* (fig. 11.99), on trouve encore plus de deux carpelles (Piments…). Chez les espèces *surévoluées*, on peut assister à une multiplication des carpelles comme chez la Tomate cultivée, où il y en a de deux à dix, à une division par une fausse cloison, ce qui donne quatre loges comme chez les Daturas.

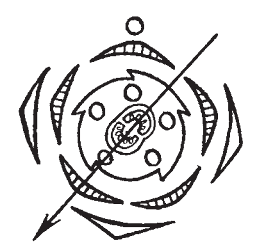


Fig. 11.98.
Diagramme floral montrant le plan de symétrie oblique des carpelles.

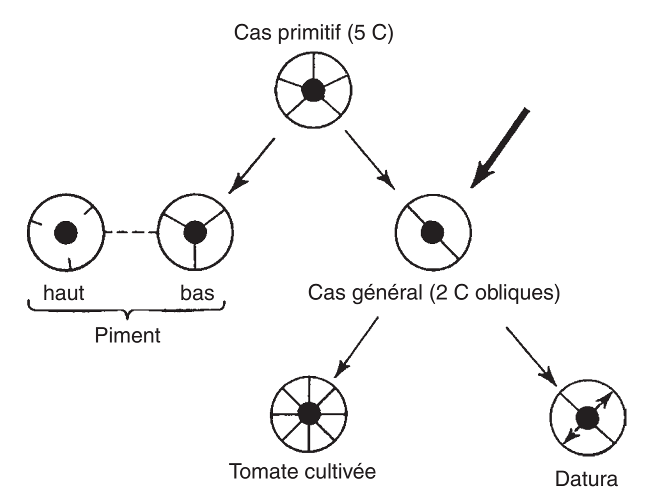


Fig. 11.99.
Le gynécée chez les Solanacées (le plan de symétrie oblique des carpelles est indiqué par la flèche en gras).

Le fruit

Le fruit est charnu : baie (fig. 11.96 et 11.101) ou sec : capsule dont la déhiscence se fait généralement selon la ligne de suture des carpelles par deux valves.

Chez les Daturas (fig. 11.100), où il y a quatre loges, il se forme quatre valves épineuses et, de plus, il y a isolement de la colonne placentaire.

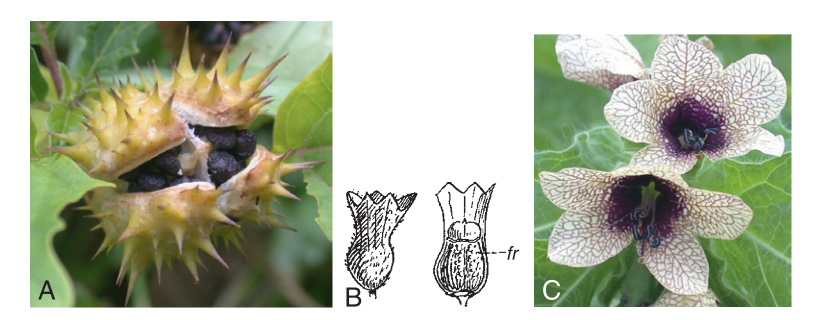


Fig. 11.100.
Fruits secs chez les Solanacées.
A : *capsule de Datura*, déhiscente par 4 valves. B : *pyxide de la Jusquiame* : gauche, fruit entouré du calice à droite, fruit, fr, rendu visible par l'ablation antérieure du calice. C : *fleurs de Jusquiame* : remarquer la zygomorphie de la corolle.

Chez la Jusquiame (fig. 11.100), c'est une pyxide.

Principales espèces

On peut les classer ainsi :

- *Solanacées* à capsules : Tabac (fig. 11.101), Jusquiame, Pétunia ;
- *Solanacées* à fleurs régulières et baies : *Solanum*, Amour en cage, Belladone, Piment.

La Douce-amère (fig. 11.101), herbe sarmenteuse des haies, aux baies *rouges* et la Morelle noire, aux baies *noires*, sont caractéristiques : comme chez tous les *Solanum*, les anthères entourent étroitement le style (anthères conniventes) et sont déhiscentes par des pores.

La Belladone, aux belles baies noires, toxiques, grosses comme des cerises, la Jusquiame et le Datura sont utilisés pour leurs alcaloïdes.

De nombreuses *Solanacées* sont alimentaires, soit par leur tige souterraine, renflée en tubercule comme la Pomme de terre (les « yeux » = les bourgeons situées sur une spirale), soit par leurs fruits comme les Tomates, Aubergines, Piments. La tomate McGregor, *Flavor Save*, fut le premier fruit *transgénique* mis sur le marché américain (1995).

L'importance commerciale du Tabac est bien connue.

En *Biologie*, Blakeslee fit d'importants travaux sur le *Datura* ; la Pomme de terre pose le problème du rôle des mycorhizes dans la formation des tubercules. Le photopériodisme fut découvert sur le Tabac (variété Maryland Mammoth), une autre variété de ce cobaye végétal sert à la détection de la pollution atmos-

phérique par l'ozone (biodindication, récemment, on a même tenté de faire produire au Tabac une partie de l'hémoglobine humaine par manipulation génétique) ; la Jusquiame noire (var. bisannuelle) se prête à l'étude de la vernalisation. Les Pétunias sont à l'origine de la découverte des ARN interférents…







Fig. 11.101.
Solanales.
A : fleurs et fruits de *Morelle douce-amère :* noter les étamines réunies. B : corolle hypocratériforme de la fleur de *Tabac*. C : *Cuscute* d'Europe s'attaquant à l'ortie dioïque.

Les *Convolvulacées*[180] comprennent 1 650 espèces tropicales avec quelques espèces cosmopolites comme les Liserons, mauvaises herbes des champs…

Cette famille, *proche des Solanacées*, en diffère essentiellement par le port volubile de nombreuses espèces (fig. 11.102) et la présence de latex dans les différents organes végétatifs, mais celui-ci se trouve localisé dans des cellules isolées ou en files courtes, si bien que lorsque l'on blesse la plante, le latex ne s'écoule pas. De plus, à part certaines espèces devenues secondairement annuelles comme le Liseron tricolore (le Liseron des haies est d'ailleurs pérennant), les *Convolvulacées* sont des plantes vivaces par leurs organes *souterrains souvent très volumineux*.

Une Convolvulacée se reconnaît également aux *feuilles* isolées fréquemment *en forme de cœur ou de flèche* et aux fleurs dont la *corolle* (à préfloraison tordue, ici, particulièrement visible) est très développée en forme de *cloche* (Cuscutes) ou *d'entonnoir* (Liserons et Belles de jour).

Tous ces caractères sont très faciles à retenir, il suffit de songer aux Liserons.

Le fruit est capsulaire comme chez les *Solanacées* mais ne contient que deux graines par loge[181].

180. Du genre *Convolvulus*, Liseron, ce qui rappelle que la tige s'enroule (*convolvere* en latin) autour de son support.
181. Quelques espèces primitives ont encore 5 carpelles et certaines ont un style gynobasique (dans chaque loge un des ovules avorte et le fruit est un diakène).

Parmi les *Convolvulacées* intéressantes nous citerons, outre les Liserons :
- les *Cuscutes*, parasites et dégradées (la tige filamenteuse est pourvue de suçoirs; les feuilles non chlorophylliennes sont réduites à des écailles charnues, fig. 11.101);
- la *Patate douce*, une herbe d'Amérique centrale du genre Ipomée qui compte parmi les plantes agricoles les plus importantes des régions tropicales; ses racines renflées pèsent jusqu'à un kilo et plus; elles sont très riches en fécule.

Enfin diverses *Convolvulacées* exotiques fournissent des résines purgatives encore utilisées en pharmacie vétérinaire : Jalap, Turbith, Scammonée.

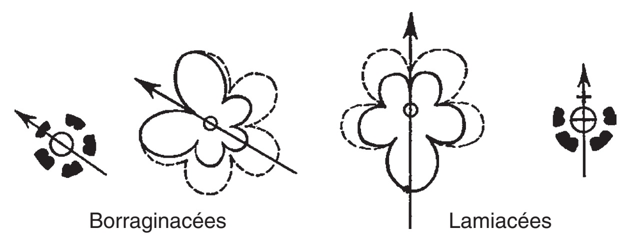


Fig. 11.102.
Portion de tige volubile florifère de Convolvulacée.
La fleur, isolée, provient en fait d'une cyme dont les deux fleurs latérales ont avorté et dont les bractées restent bien apparentes.

Les 4 familles

On peut comparer quatre familles importantes de Lamiidées aux fleurs zygomorphes : les Borraginacées, les Plantaginacées, Solanacées et Lamiacées (fig. 11.103).

On notera que celles-ci, dans le sens vertical, ne forment aucune série phylétique continue. Aussi certaines fleurs des Borraginacées semblent faire le passage avec celles des Lamiacées. Mais en regardant de plus près, on s'aperçoit que le plan de symétrie de la corolle et de l'androcée est oblique dans un cas, vertical dans l'autre (fig. 11.103). De même les caractères anatomiques (disposition des ovules…) et embryogéniques séparent de façon très nette les deux familles. Il en est de même pour les Solanacées et les Plantaginacées. En revanche, plusieurs caractères rapprochent, Plantaginacées et Lamiacées : plan de symétrie vertical et étamine supérieure presque toujours absente; même type de développement de l'embryon; présence d'iridoïdes et justifient leur appartenance au clade des Lamiales. Historiquement les Scrofulariacées occupaient la case supérieure gauche du tableau, mais la phylogénie moléculaire les a démantelées et a transféré la plupart de leurs genres aux *Plantaginacées*.



	2 loges ∞ ovulées	4 loges uniovulées (fausse cloison)
Fleur à plan de symétrie vertical, androcée didyname	PLANTAGINACEES	LAMIACÉES
Fleur à plan de symétrie oblique, 5 étamines	SOLANACÉES	BORRAGINACÉES

Fig. 11.103.
Les « quatre familles ».
Le plan de symétrie des fleurs de Borraginacées et de Solanacées est oblique alors qu'il est vertical chez les Lamiacées et les Plantaginacées.

Campanulidées

Les Campanulidées (ou Euastéridées II) sont le groupe-frère des Lamiidées. Ce clade est essentiellement constitué d'espèces herbacées à ovaire *infère*, ont leur pétales soudés dès leur formation (sympétalie précoce : la base des pétales forme d'emblée un tube) à l'exception des *Apiacées* où le tube reste virtuel.

Une nouvelle classe de repellents apparaît chez les *Apiacées* et les *Astéracées*, les *polyacétyléniques*.

Ce clade riche de près de 33 300 espèces réunit d'une part, les *Aquifoliales*, un groupe-frère du reste des Campanulidées, et d'autre part 3 clades :

1. les *Escalloniales* (100 espèces dont les Escallonias, arbustes d'ornement ; dans cet ordre encore mal positionné au sein des Campanulidées, la mérie des fleurs n'est pas stabilisée) ;
2. le clade *Apiales-Dipsacales* ;
3. les *Astérales*.

AQUIFOLIALES

Les Aquifoliales (440 espèces en 5 familles, dont la principale, les *Aquifoliacées*, comporte 400 espèces de Houx (fig. 11.104), genre surtout tropical, dont le Maté ; les 4 pétales sont plus ou moins concrescents à la base ; souvent 4 carpelles généralement uniovulés et encore supères).

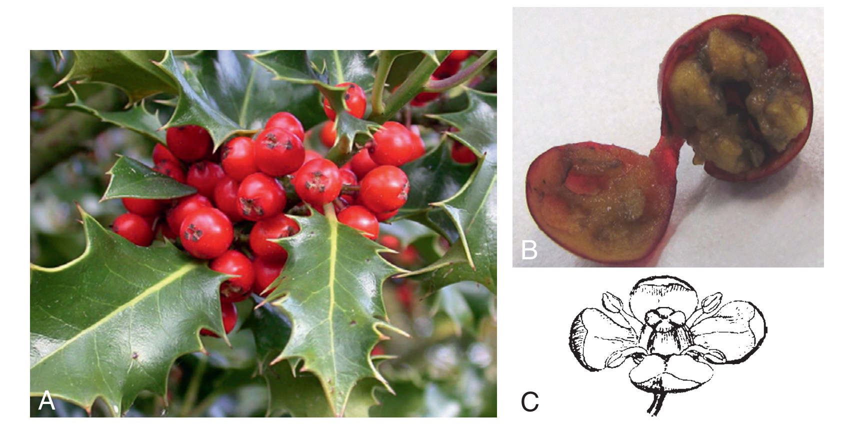


Fig. 11.104.
Houx.
A : rameau avec fruits. B : drupe rouge ouverte présentant à 4 noyaux. C : fleur : 4S + 4P unis à la base + 4E alternipétales + 4C. La fleur peut devenir unisexuée par avortement.

APIALES

Les Apiales rassemblent plus de 5 200 espèces réparties en 7 familles dont les deux principales sont les *Apiacées* et les *Araliacées* (*cf.* ci-dessous).

Citons également les *Pittosporacées* (250 espèces) dont *Pittosporum tobira* qui orne souvent des haies persistantes et parfumées dans les jardins du Midi mais devient aussi invasif, notamment au Pays Basque et sous d'autres climats subtropicaux.

Apiacées

Généralités

Les *Apiacées*[182] – comme pour les Solanacées, famille de la Carotte, de la Ciguë (fig. 11.105) – comptent 3 500 espèces, qui se répartissent dans toutes les *régions tempérées* mais appartiennent surtout à l'Hémisphère Nord (certaines espèces, comme la Carotte, sont cosmopolites).

C'est une famille *très homogène*, une des plus faciles à reconnaître, grâce à ses inflorescences en *ombelles composées*. Inversement, les espèces sont parfois difficiles à distinguer les unes des autres.

182. Du genre *Apium*, dont une espèce est le Céleri cultivé.

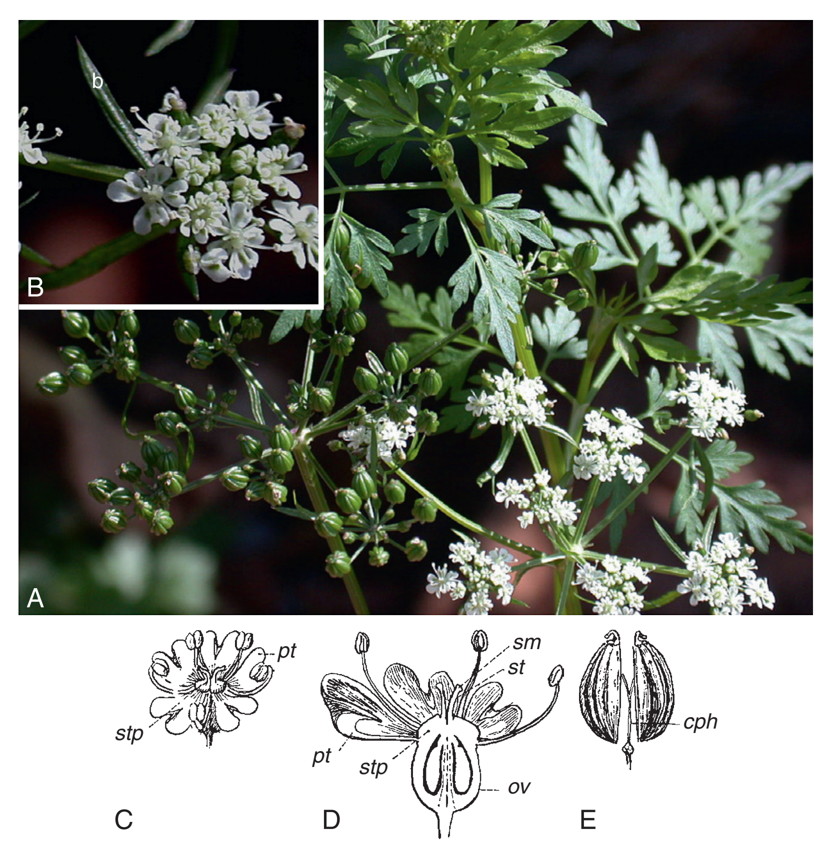


Fig. 11.105.
Petite Ciguë.
A : extrémité de la tige florifère (ici les bractées de l'ombelle générale sont absentes). B : ombellule avec bractées (*b*) de l'involucelle. C : fleur (*pt*, pétale; *stp*, disque nectarifère ou stylopode). D : coupe longitudinale de la fleur (*sm*, stigmate; *st*, style; *stp*, stylopode; *ov*, ovaire). E : diakène se séparant en deux méricarpes (*cph*, colonne centrale appelée carpophore).

Appareil végétatif

Ce sont *essentiellement des herbes* annuelles comme le Cerfeuil, bisannuelles comme la Carotte ou, le plus souvent, vivaces. L'appareil souterrain pérennant est très varié : racine pivotante, rhizome, tubercule.

La tige est ordinairement *cannelée* et *creuse*, par manque de développement de la moelle au cours de la croissance. On dit qu'elle est *fistuleuse*.

Les *feuilles* sont alternes, souvent *très découpées* (*pennatisequées* à plusieurs degrés) et comportent une gaine très développée comparable à

celle que l'on rencontre chez les Monocotylédones. Chez quelques espèces (comme les Buplèvres et les Panicauts d'Amérique) la feuille se réduit même à la gaine, *transformée en faux limbe* à nervures parallèles, comme chez les *Caryophyllacées*.

Racine, tige et feuilles sont parcourues par des *canaux sécréteurs* qui contiennent un mélange d'essence et de résine. Ils sont surtout abondants dans les *tiges*, où l'on trouve en particulier un canal au niveau de chacune des cannelures. Ces canaux expliquent *l'odeur forte* qui se dégage des *Apiacées* lorsqu'on les écrase.

Appareil reproducteur

L'inflorescence ou ombelle

Elle définit la famille, appelée autrefois Ombellifères. L'ombelle (fig. 11.106) est constituée par des pédicelles ou rayons, divergeant sensiblement d'un même point et dont les fleurs s'épanouissent toutes à un même niveau.

Chaque rayon est axilé, en *principe*, par une bractée, mais seules, les plus externes persistent généralement et forment *l'involucre de l'ombelle*. Chez l'Astrance, ces bractées deviennent pétaloïdes; chez les Panicauts ou Chardon-Rolland (fig. 11.106), elles sont devenues, foliacées et épineuses.

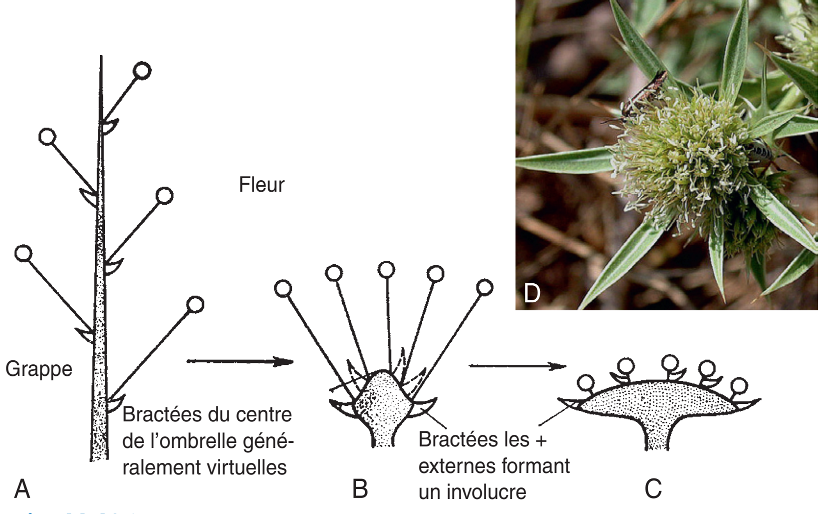


Fig. 11.106.
Origine de l'ombelle.
Par évolution, chez certaines espèces, l'ombelle peut se transformer en capitule. Les entre-nœuds de la grappe figurée à gauche (A) devenant nuls, tous les pédicelles floraux partant sensiblement d'un même point, l'inflorescence est une ombelle (B). Si les pédicelles floraux deviennent alors nuls, l'inflorescence est un capitule (C). C'est le cas du Chardon-Rolland (*Eryngium campestre*, D) qui est pourtant une Apiacée.

Les fleurs *les plus périphériques*[183] sont mûres les premières, ce qui s'explique en considérant que l'ombelle est une grappe dont l'axe est réduit à un réceptacle extrêmement court.

Si, par réduction des pédicelles, les fleurs deviennent sessiles on obtient un *capitule* (fig. 11.106). C'est ce qui se passe chez le Panicaut, où, de plus, les feuilles sont épineuses; cette espèce ressemble à un Chardon de la famille des *Astéracées*, où les fleurs sont en capitule et les feuilles épineuses, d'où le nom de Chardon Rolland, fig. 11.106, (Panicaut) ou de Chardon bleu[184] des dunes qui leur sont donnés, selon les espèces.

L'ombelle simple ainsi décrite, rarement isolée (Astrance, Panicaut), est à son tour groupée en ombelle composée alors d'ombellules : on aura alors un involucre de bractées pour l'ombelle et un involucelle à la base des ombellules. (fig. 11.105, A).

Les inflorescences ainsi constituées tendent à simuler une «fleur». Les pétales les plus externes des fleurs périphériques deviennent beaucoup plus grands et donnent l'aspect d'une corolle géante (Carotte…)[185].

Nous avons déjà vu un phénomène analogue chez les *Brassicacées*, lorsque la grappe devient aplatie et très condensée (corymbe de la Corbeille d'argent) et simule une fausse ombelle. De telles inflorescences, facilement parcourues par les insectes, ont l'avantage de permettre une *pollinisation en série*, un seul animal fécondant un grand nombre de fleurs.

La fleur

Les fleurs sont blanches ou, plus rarement, jaunâtres, verdâtres ou rosées. *Leur disposition*, en une inflorescence relativement *condensée* explique :

- qu'elles soient toujours de dimension réduite;
- que le nombre des pièces florales soit réduit; on a un type : 5-5-5-2.

Les 5 sépales sont souvent à peine visibles.

Les 5 pétales, libres en raison de l'absence de tube (*cf.* p. 255) et à préfloraison valvaire, ont un limbe recourbé en dedans.

Les 5 étamines, libres, alternent normalement avec les pétales.

Le gynécée est réduit à 2 carpelles antéro-postérieurs, soudés à la coupe florale et formant un *ovaire infère*. Chaque loge contient un seul ovule bien développé.

183. La fleur centrale de l'ombelle est parfois morphologiquement différente : ainsi celle de l'ombelle de Carotte est brune alors que toutes les autres sont blanches (certains auteurs en déduisent que l'ombelle dériverait d'une inflorescence cymeuse, non d'une grappe comme on l'admet généralement).

184. Le Chardon bleu des dunes (*Eryngium maritimum*), typique des dunes blanches, est souvent pillé; c'est une espèce à protéger.

185. Chez les *Echinophora* s'observe une remarquable réduction de l'inflorescence : une fleur centrale limitée à son gynécée est entourée par un cercle de fleurs à périanthe très zygomorphe et réduites à leur androcée; l'ensemble est alors comparable à une fleur avec ses pétales, ses étamines périphériques et ses carpelles centraux.

À la base des styles se trouvent *deux disques nectarifères* (appelés *stylopodes*) dont la position très superficielle permet la pollinisation par des diptères[186].

Les étamines sont d'ailleurs mûres avant les ovaires et les fleurs extérieures de l'ombelle avant celles du centre ; il s'ensuit que les fleurs extérieures sont pollinisées (*via* les diptères) par les étamines du centre de la fleur. Cela va, chez certaines espèces, jusqu'à induire des fleurs du pourtour uniquement femelles et au centre des fleurs uniquement mâles (*cf.* p. 271).

Le fruit

Après fécondation, l'ovaire infère devient un *diakène* (fig. 11.107). Les deux loges restent longtemps soudées, puis se séparent en deux akènes, soit directement de haut en bas (Sanicle), soit en deux temps (cas général) par l'intermédiaire d'une colonne centrale qui prolonge le réceptacle, mais a pour origine des tissus carpellaires (c'est la région parcourue par les faisceaux cribro-vasculaires médians) ; cette colonne ou *carpophore* peut, au sommet, soit rester indivise, soit bifurquer ; les akènes se détachent alors l'un de l'autre à partir de la base et, avant de tomber sur le sol, restent quelques temps suspendus au carpophore (fig. 11.105, D).

La structure du diakène est très particulière. Chacun des « akènes »[187] comprend *cinq côtes* primaires plus ou moins développées, parfois ailées, séparant *quatre vallécules*. Ces dernières peuvent elles-mêmes être divisées par des côtes secondaires dont le développement dépasse parfois celui des côtes primaires.

Des canaux sécréteurs (appelés au niveau du fruit des *bandelettes*) se trouvent en plus ou moins grand nombre et expliquent l'emploi des fruits d'*Apiacées* comme condiment : Cumin, Anis vert, Coriandre…

Nous ajouterons que les diakènes peuvent être comprimés dorsalement ou latéralement, plans ou creusés d'un sillon… Tout cela est secondaire, mais dans une famille très homogène, les systématiciens ont tiré parti des caractères les

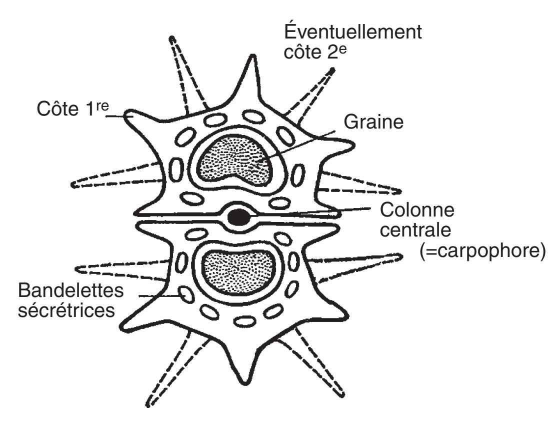


Fig. 11.107.
Structure schématique du diakène des Apiacées.

186. Ces insectes, tels que les mouches, ont un appareil buccal très court.
187. On les appelle des méricarpes et l'ensemble du diakène, un schizocarpe (*cf.* Malvacées).

plus minimes et comme ils sont faciles à vérifier, ils prennent une grande valeur dans la diagnose des genres et des espèces.

Principales espèces

On rencontre souvent l'Égopode podagraire, le Cerfeuil des bois, le Chardon Rolland.

La Grande Ciguë se trouve dans les décombres.

Plusieurs *Apiacées* sont utilisées comme « légumes » (Carotte, Fenouil, Céleri) et comme condiment : feuilles de Persil, Cerfeuil, Angélique (les « bâtons » sont les pétioles), semences de Cumin, Carvi, Coriandre…

Le Khella (*Ammi visnaga*) est employé comme antispasmodique et comme vasodilatateur coronaire : l'essence d'Anis vert a des propriétés stomachiques…

Les *Araliacées* (1 425 espèces), proches des Apiacées, comprennent le Ginseng et le Lierre. Ce sont souvent des arbustes subtropicaux ou tempérés arbustifs (Aralia), grimpants (Lierre) ou herbacés (Ginseng, Hydrocotyle). Les ombelles ne sont pas composées mais simples, en grappes d'ombelles (Lierre) ou prolifères (*Hydrocotyle*) (fig. 11.108). Le nombre des carpelles n'est pas encore fixé et varie de 5 à 1 ; le fruit est typiquement une drupe (Lierre, Ginseng). En pharmacie on utilise deux plantes asiatiques : le Ginseng (*Panax*[188] *ginseng*) et la Centelle asiatique (*Hydrocotyle*).

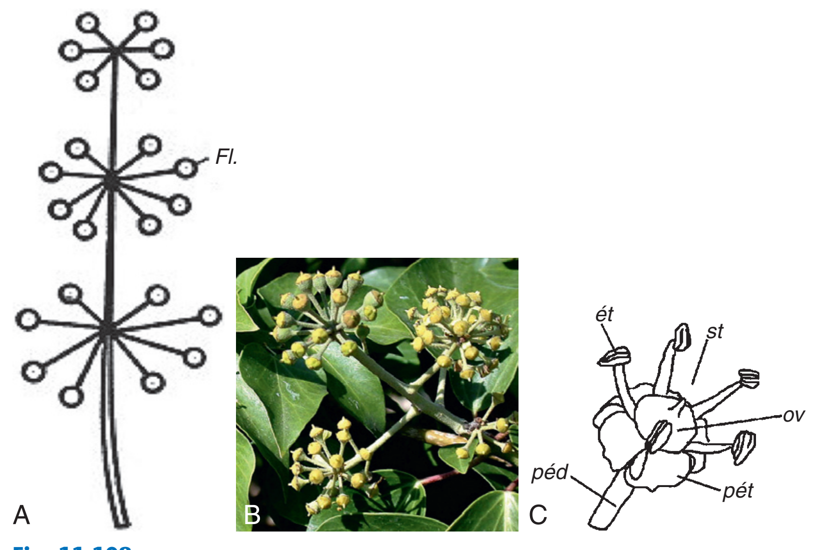


Fig. 11.108.
Araliacées.
A : ombelle prolifère (*Fl.* fleur) caractéristique des Hydrocotyles. B : grappe d'ombelles, caractéristiques du Lierre et des Aralias ; C : fleur épanouie de Lierre (*péd.*, pédicelle ; *pét.*, pétale ; *ét.*, étamine ; *st*, style ; *ov.*, ovaire semi-infère).

188. Ce nom fait référence aux multiples vertus du Ginseng, considéré comme une panacée en Chine.

DIPSACALES

Les Dipsacales[189] réunissent 1125 espèces en 2 familles : les *Adoxacées* et les *Caprifoliacées*. Peu importantes numériquement, elles sont cependant très familières dans nos régions avec notamment avec des arbustes comme les Sureaux, les Viornes et les Chèvrefeuilles ou des plantes herbacées comme la Mâche ou la Valériane. Ici, le regroupement des fleurs est amorçé, leur taille se réduit et certaines inflorescences telles celles des Scabieuses annoncent le capitule des Astéracées.

Caprifoliacées

Les Caprifoliacées[190] (900 espèces des régions tempérées) sont des herbes, annuelles comme le Mâche, bisannuelles comme la Cardère (dont on s'est servi pour peigner les draps), vivaces comme la Valériane officinale (fig. 11.109) ou des arbustes (Chèvrefeuille), parfois lianescents.

Les feuilles sont opposées.

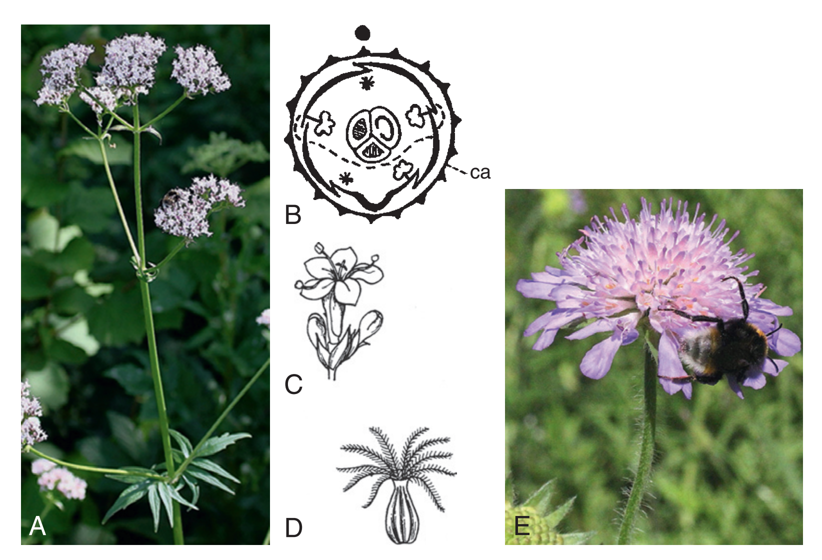


Fig. 11.109.
Caprifoliacées.
A à D : *Valériane officinale*: A : sommité fleurie; B : diagramme floral; ca, calice; en pointillés, le plan de symétrie antéropostérieur de la corolle; C : fleur; D : akène surmonté du pappus. E : *Knautie* : ici, les capitules présentent des fleurs à 4 pétales et des étamines libres (contrairement aux Astéracées).

189. Du latin *Dipsacus*, nom des Cardères.
190. Du latin *Capra*, chèvre et *Folium*, feuille.

Appareil reproducteur

L'inflorescence

L'inflorescence, du type cyme, marque une nette tendance à la *condensation* : chez certains Chèvrefeuilles, les ovaires, puis les fruits, des fleurs voisines peuvent être concrescents ; chez la Knautie (fig. 11.109), Scabieuse et la Cardère le groupement des cymes forme des capitules, comme chez les Astéracées, mais, ici, chaque fleur reste entourée par 2 bractées qui se soudent pour former un *involucelle*.

La fleur

La fleur comprend un calice à 4 ou 5 sépales et une corolle zygomorphe. Encore presque régulière chez la Symphorine, la Scabieuse, la corolle est bossue chez la Valériane officinale, longuement éperonnée chez le Centranthe rouge, bilabiée chez la Mâche et plus encore chez les Chèvrefeuilles (type 4/1) ; elle devient tétramère chez la Cardère et la Knautie (fig. 11.109).

L'androcée

La zygomorphie, comme chez les *Lamiacées*, entraîne l'avortement de l'étamine postérieure : l'androcée est tétramère. De plus, chez les Valérianes et alliées, on observe une réduction des étamines latérales : l'androcée devient trimère (Valériane, Mâche), dimère (*Fedia*) et ne comporte plus qu'une seule étamine chez le Centranthe rouge. Cette réduction se fait, curieusement, généralement en fonction du plan de symétrie des carpelles (différent de celui de la corolle) et la fleur n'a plus aucun plan de symétrie (fig. 11.109).

L'ovaire et le fruit

L'ovaire comprend de 2 à 3 carpelles (4 chez la Symphorine, mais seuls 2 sont fertiles). Les loges généralement uniovulées sont encore pluriovulées chez les Chèvrefeuilles et la Symphorine où les fruits sont des baies. Le style est allongé.

Chez les Valérianes et les Mâches les 3 loges sont uniovulées et une seule fertile : le fruit est un akène, souvent surmonté chez les Valérianes d'un *pappus*, calice transformé ici en aigrettes (comme celui des *Astéracées*) ; chez les Scabieuses, les Cardères les 2 carpelles, « ouverts », ne comprennent qu'un ovule et le fruit est également un akène.

Principales espèces

La Valériane officinale (fig. 11.109) aux fleurs blanc-rosé, vivace par un rhizome vertical très court est une espèce médicinale ; son nom vient du mot latin *valere*, être en bonne santé.

La Mâche peut être consommée en salade.

Le Centranthe (ou Valériane rouge) est cultivé dans les jardins.

Proches des *Caprifoliacées*, les *Adoxacées*, petite famille de 200 espèces, comprennent deux genres d'arbustes des régions tempérées : les Viornes, les Sureaux et un petit genre herbacé à part, *Adoxa*. Les feuilles sont opposées

et plus ou moins découpées et stipulées, les fleurs, petites, régulières[191] sont réunies en cymes corymbiformes. L'ovaire comprend 3 carpelles uniovulés (3 à 5 chez *Adoxa*), un seul étant fertile chez les Viornes ; le style est ici très court ; le fruit est une drupe plus (Viorne obier, Sureau Yèble) ou moins toxique (Sureau noir, fig. 11.110). On cultive de nombreuses Viornes (Boule de neige, Laurier-tin…) dans les jardins.

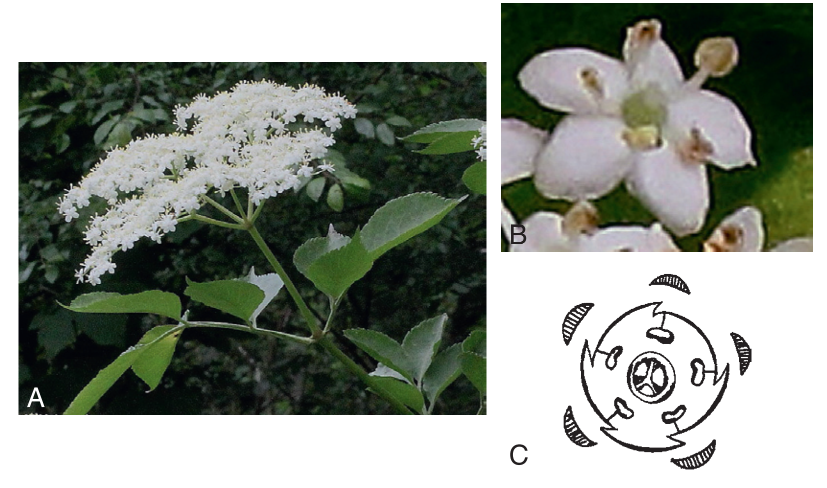


Fig. 11.110.
Sureau noir.
A : rameau florifère. B : fleur. C : diagramme floral : la fleur est encore régulière mais la préfloraison est asymétrique.

ASTÉRALES

Les Astérales réunissent près de 26 300 espèces : c'est le deuxième ordre des Angiospermes après celui des Asparagales (29 600 espèces). Autour des *Astéracées* on peut citer les *Campanulacées* et 8 familles modestes dont 3 sont notables :

- les *Goodéniacées* (400 espèces arbustives ou herbacées surtout australes dont certaines sont ornementales) ;
- les *Stylidiacées* (200 espèces herbacées d'Australie et d'autres régions australes) ;
- les *Ményanthacées* (55 espèces dont le Ményanthe ou Trèfle d'eau), proches des Campanulacées, ont un habitat aquatique. Les fleurs sont en cyme, l'ovaire, *resté supère* et « ouvert » devient une capsule. Les réserves sont à inuline.

---

191. Chez le Viorne obier, un peu comme chez les Apiacées, les fleurs du pourtour de l'inflorescence sont grandes et stériles : elles jouent simplement le rôle des pétales d'une « super-fleur ». La « Boule de neige » est une forme du Viorne obier améliorée par l'homme où toutes les fleurs sont grandes et stériles.

Les inflorescences de cet ordre sont *caractérisées par le regroupement :* encore lâches chez les *Campanulacées* par exemple, elles trouvent leur achèvement dans le *capitule* des *Astéracées* : on notera que la réduction du calice et la présence d'un *ovaire infère* de forme cylindrique facilite la juxtaposition des fleurs en ombelles et en capitules denses très favorables à une pollinisation par les insectes.

Les caractères embryologiques sont relativement homogènes pour tout le groupe. Un marqueur chimique, *l'inuline*, se rencontre chez les Astérales.

Campanulacées

Les *Campanulacées*, (1 900 espèces) sont largement répandues dans les régions tempérées.

C'est la famille des Campanules (fig. 11.111) (300 espèces dont la moitié en Europe), qui doivent leur nom à la forme en clochette de leur corolle (*campanula* en latin), des Jasiones et des Miroirs de Vénus.

Cette famille est proche de la souche à l'origine des *Astéracées*, comme l'atteste un caractère biochimique commun : la présence *d'inuline*, qui remplace l'amidon dans les organes de réserve ; elles partagent aussi, avec les *Astéracées*, la *réunion des anthères* autour du style, au moins de façon fugace.

Les *Campanules* sont des *herbes* à feuilles alternes et qui possèdent des *laticifères* comme de nombreuses *Astéracées* :

- les fleurs, disposées en cymes unipares plus ou moins contractées, sont souvent de couleur bleue ;

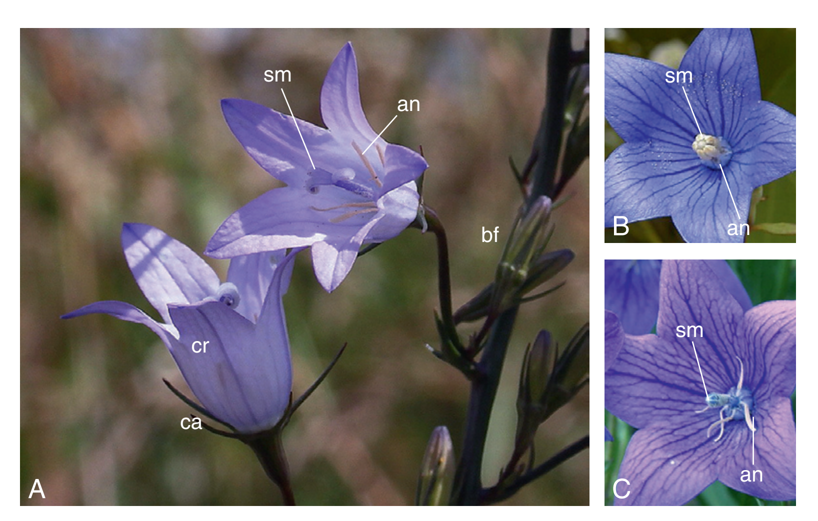


Fig. 11.111.
Campanulacées.
A : sommité fleurie de Campanule. B : fleur jeune de *Platycodon*, à étamines réunies autour du style.C : fleur plus âgée dont les étamines sont flétries : les Astérales sont protogynes ; (*ca*, calice ; *cr*, corolle ; *bf*, bouton floral ; *sm*, stigmate ; *an*, anthère).

- les étamines sont pratiquement indépendantes de la corolle. Souvent leur filet élargi à la base en forme de coupe retient le nectar sécrété par un disque qui surmonte l'ovaire. La connivence des anthères autour du style est fugace;
- le *nombre des carpelles*, à placenta axial portant de nombreux ovules, est de 3 (encore 5 chez les Campanules primitives);
- le fruit est une capsule (à déhiscence variable, à pores ou à fentes).

Les Lobélies (300 espèces, principalement américaines) se distinguent des Campanules par leur corolle zygomorphe, les anthères *soudées* entre elles et seulement 2 carpelles : elles annoncent ainsi les *Astéracées*. La *Lobélie enflée* fournit la lobéline, alcaloïde utilisé dans les défaillances respiratoires.

Astéracées[192]

Généralités

C'est avec 23 600 espèces, la famille *la plus importante* des Angiospermes.

C'est une famille répandue dans le *monde entier*, mais principalement dans les *régions tempérées*.

Les *Astéracées* sont une des plus belles réussites de l'évolution. Un fait le prouve sans conteste : le *grand nombre de ses espèces*. En effet, dès que la nature a réalisé un type d'organisation biologiquement réussi, elle multiplie ce type à un très grand nombre d'exemplaires; et inversement, on peut dire que les familles véritablement archaïques sont toujours de petites familles, peu homogènes et mal délimitées.

Appareil végétatif

On y trouve surtout des plantes herbacées vivaces et à feuilles alternes. Mais en fait, à peu près toutes les formes végétales y sont connues; l'on y rencontrera des feuilles opposées, verticillées…

En prenant le genre Séneçon (1 000 espèces) comme exemple, on trouve :

- des herbes annuelles : Séneçon des jardins;
- des herbes vivaces : de plaine, comme le Séneçon Jacobée ;
- des arbustes et des arbres (Séneçons arborescents des montagnes africaines ou andines);
- des Séneçons tropicaux plus ou moins cactiformes;
- des lianes.

Les Astéracées sont pourvues d'un appareil sécréteur ordinairement bien développé :

- *cellules et canaux sécréteurs à essence, poils sécréteurs*. Certaines espèces sont ainsi très aromatiques et utilisées comme telles (Camomille, Armoise, Estragon…);
- *laticifères* comme chez le groupe des *Chicorées* et plantes affines (Pissenlit, Laiterons…). Lorsqu'on brise la tige de ces plantes, il s'exsude un suc blanchâtre (pendant la dernière guerre, les Russes ont extrait du caoutchouc à partir de certains Pissenlits (fig. 11.112).

Les *Astéracées* sont riches en *polyacétyléniques et en lactones sesquiterpéniques*. Abandonnant les alcaloïdes de types classiques ainsi que les iridoïdes,

192. Du genre *Aster* (nom grec et latin de diverses fleurs en étoile, du grec *astêr*, astre).

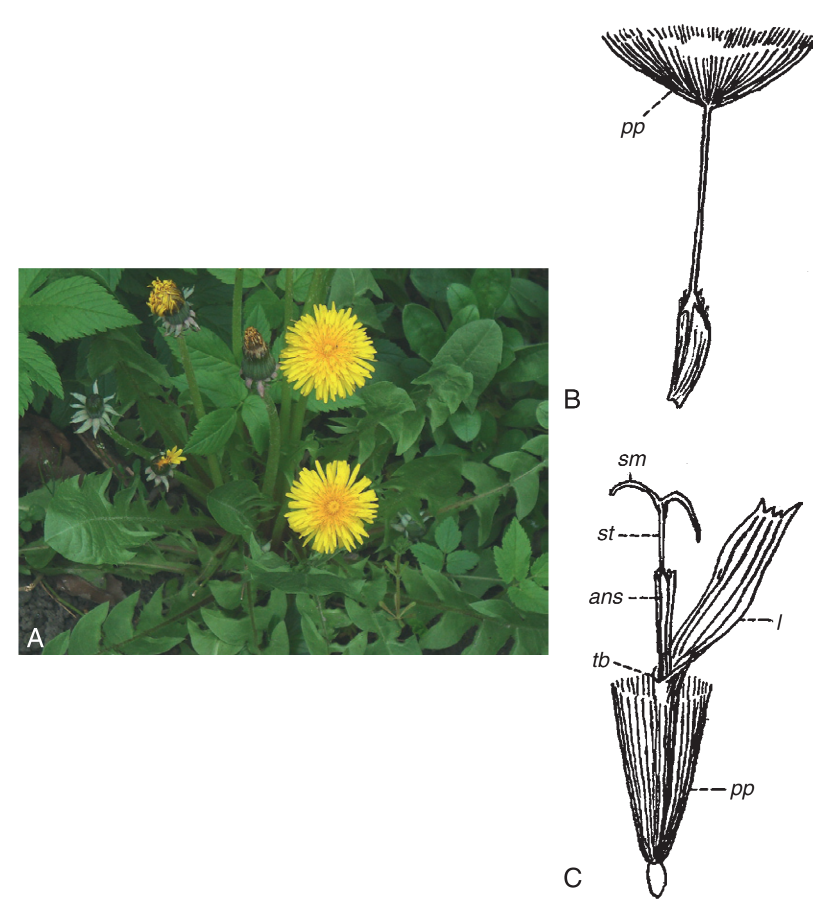


Fig. 11.112.
Pissenlit.
A : port de la plante; *cp*, capitule. B : akène. C : fleur ligulée à 5 dents; *pp*, pappus; *sm*, stigmate; *ans*, anthères soudées en un tube autour du style, *st*; *l*, ligule.

auxquelles les prédateurs avaient eu le temps de s'adapter, les *Astéracées* ont été les premières (avec les *Apiacées*, autre famille évoluée) à utiliser ces composés, ce qui a favorisé leur suprématie actuelle.

Leurs organes de réserve contiennent de *l'inuline*; exemple : les tubercules de Topinambour.

Appareil reproducteur

Les *Astéracées* sont caractérisées par :

- l'inflorescence en *capitule*;
- les fleurs, très particulières dont les anthères sont soudées entre elles (« *synanthérées* »);
- le fruit, un akène généralement surmonté d'un *pappus*.

L'inflorescence en capitule

Description : l'inflorescence élémentaire des *Astéracées* est le *capitule*. Un capitule (fig. 11.113) comprend un réceptacle sur lequel sont insérées de la base au sommet, en ordre spiralé :

- d'abord des bractées stériles[193] vertes (parfois écailleuses, à crochets ou épineuses) formant un *involucre*;
- ensuite des petites bractées fertiles[194] non vertes ou paillettes, axillant chacune une fleur.

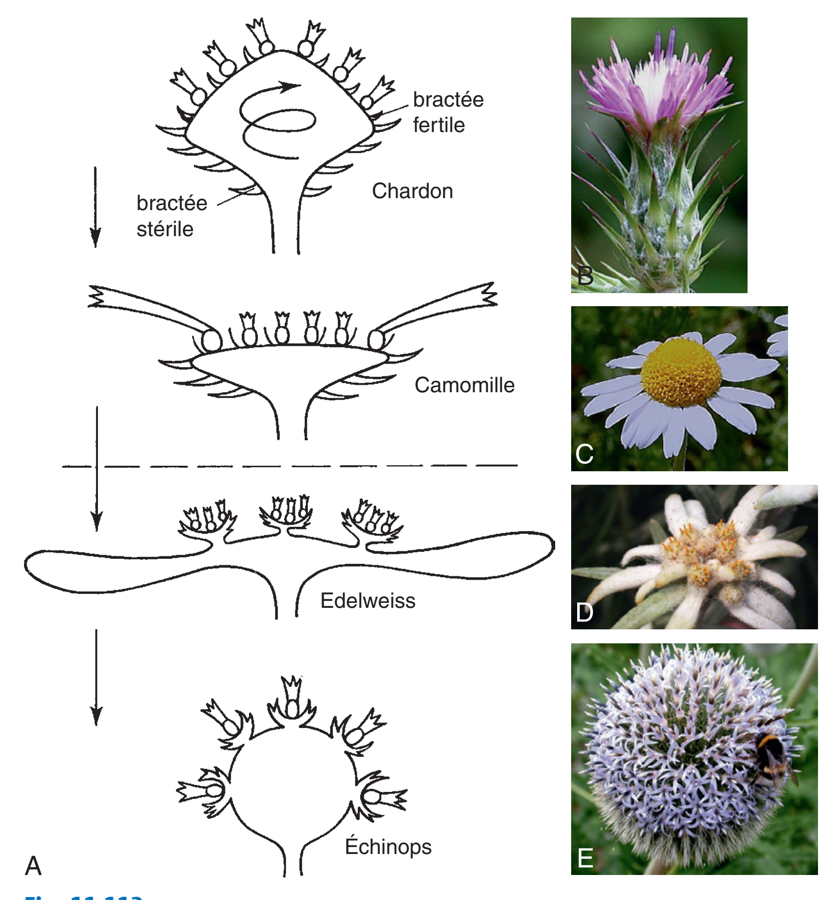


Fig. 11.113.
Le capitule chez les Astéracées.
A : schémas traduisant l'évolution. B : Chardon. C : Camomille. D : Edelweiss. E : Echinops.

193. La disposition de ces bractées est fréquemment utilisée dans la diagnose des espèces.
194. Le capitule des Astéracées (comme celui des Jasiones, Scabieuses et Knauties) dérive peut-être d'une inflorescence *en cyme*. Voir aussi la note de la p. 259.

L'ensemble forme une « fleur composée », d'où l'ancien nom de la famille. Les capitules élémentaires (parfois isolés : Pâquerette) sont généralement à leur tour diversement groupés en grappe, cyme, ou encore en corymbe.

Évolution du capitule (fig. 11.113) : on doit considérer un capitule comme étant une inflorescence très condensée dont toutes les fleurs sont devenues sessiles et groupées sur un axe court et aplati.

Chez les espèces les plus primitives :

- le réceptacle est encore bombé ;
- les bractées sont toutes présentes et ont la forme d'écailles ;
- les fleurs élémentaires sont toutes semblables, hermaphrodites ou de même sexe, soit régulières et tubuleuses[195], soit zygomorphes à corolle bilabiée, soit zygomorphes et à pétales tous déjetés vers l'extérieur (fleurs ligulées)[196].

Puis :

- le réceptacle devient de plus en plus plat ;
- les bractées se réduisent à des paillettes et même disparaissent ;
- les fleurs du pourtour se modifient :
  - soit légèrement : chez le Bleuet, les fleurs externes sont plus grandes à tube coudé et à pétales extérieurs légèrement plus grands (fig. 11.116, B),
  - soit plus profondément : les fleurs deviennent différentes de celles du centre *par leur forme* (elles sont ligulées, alors que les fleurs centrales sont tubuleuses) *par leur sexualité* (fleurs mâles, femelles ou hermaphrodites) et souvent *par leur couleur* (blanche, bleue, rouge… qui tranche sur celle des fleurs du centre, généralement jaunes [fig. 11.117]).

Ces fleurs, dont le rôle est essentiellement attractif, sont d'ailleurs souvent stériles (fleurs coudées des Bleuets (*cf.* fig. 11.116, B), fleurs ligulées des Marguerites).

Le capitule est alors comparable, *biologiquement*, à une fleur unique dont il prend l'aspect. Chez la « fleur de Marguerite », l'involucre simule le calice, les fleurs blanches du pourtour, une corolle et les fleurs du centre jaune, un androcée. Mais ici le nombre de bractées et des fleurs ligulées est indéterminé[197].

Au contraire, chez la Millefeuille, où les bractées sont encore nombreuses, il n'y a plus que cinq fleurs en forme de languette simulant une corolle pentamère et quelques fleurs tubulées au centre.

Ainsi l'évolution, à partir de fleurs simples primitivement disposées en grappe, les condense en capitules… qui prennent à nouveau l'aspect de fleur : l'évolution a parcouru un cycle (fig. 11.113, *cf.* aussi *Euphorbiacées*). Parfois un second cycle peut s'amorcer ; il consiste à simplifier les capitules, à les grouper en capitules de capitules qui ressembleront à nouveau à des « fleurs » :

- chez l'Edelweiss (fig. 11.113), l'inflorescence est formée de deux à dix petits capitules, entourés de cinq à dix grandes bractées étalées ; *ce capitule de capitules simule une « fleur simple »* ;

195. Ou « fleuron ».
196. Ou « demi-fleuron ».
197. D'où le petit jeu consistant à « effeuiller » les fleurs ligulées en disant : « Je t'aime un peu, beaucoup… pas du tout ».

- chez les Echinops (à aspect de Chardons à fleurs bleues, fig. 11.113), les capitules, réduits à une seule fleur entourées de plusieurs bractées, sont groupés en un capitule de capitules qui, s'il n'y avait pas l'involucre de bractées entourant chaque fleur, pourrait être pris pour un capitule simple.

La fleur

La fleur de type floral 5-5-5-2 a des anthères soudées et un ovaire infère uniloculaire (fig. 11.114).

Elle est petite, comme toutes les fleurs groupées en inflorescence contractée.

Le calice : le calice est très réduit, représenté par un simple bourrelet annulaire, des écailles ou des soies.

Mais après la fécondation, comme chez les Valérianes, les soies s'allongent en forme d'aigrette, qui peut même devenir pédicellée par étirement du bourrelet calicinal (fig. 11.112, B). Le *pappus* facilite la dissémination par les animaux ou par le vent.

La corolle : la corolle peut être régulière en tube ou zygomorphe : soit bilabiée 2/3 ou 1/4 (comme chez les *Lamiacées* dans un groupe important surtout sud-américain, soit *à une seule lèvre*. Elles sont alors dites ligulées : la *ligule* se termine par trois dents ou cinq dents, suivant que trois pétales ont été seulement déjetés en avant avec avortement des deux postérieurs ou que les cinq pétales ont été tous déjetés.

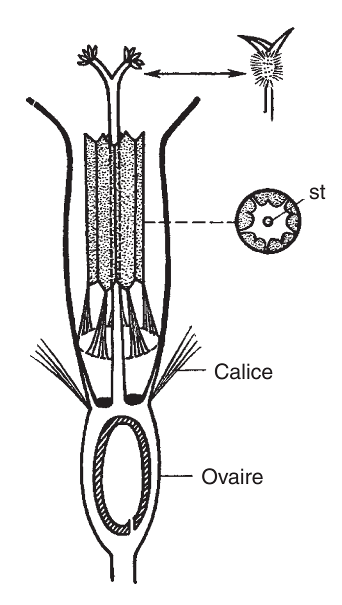


Fig. 11.114.
Coupe de la fleur des Astéracées mettant en évidence l'androcée synanthéré (en grisé) et l'ovaire infère. *st*, style en haut et à droite, stigmates présentant à leur base un renflement de poils servant à collecter les grains de pollen.

L'androcée : les cinq étamines sont soudées :

- d'une part, à la corolle, par la base de leur filet ;
- d'autre part, entre elles par leurs anthères[198]. Les anthères réunies forment ainsi un manchon autour du style ; leurs fentes de déhiscence sont tournées vers l'intérieur.

Le gynécée : l'*ovaire est infère, uniloculaire* et, bien que formé par la soudure de deux carpelles « ouverts », uniovulé[199]. Le style se termine par *deux stigmates*, qui portent une brosse de poils généralement sur leur sommet, parfois à leur base (fig. 11.114).

La pollinisation : *la pollinisation est très généralement entomophile*[200]. Un disque nectarifère se trouve au-dessus de l'ovaire.

Dans chaque fleur, *les anthères étant mûres avant les stigmates*, il y a pollinisation indirecte. Or, dans un capitule, les fleurs du pourtour s'épanouissent les premières : il s'ensuit que les ovaires des fleurs périphériques seront « mûrs » en même temps que les anthères des fleurs du centre. Aussi l'évolution, toujours économe, tend à réduire l'appareil reproducteur des fleurs du pourtour à leur gynécée et celui des fleurs centrales (quoique moins souvent) à leur androcée. Nous avons indiqué un phénomène analogue, chez les ombelles des *Apiacées*.

Enfin, certaines espèces peuvent devenir dioïques (Pied de Chat).

La pollinisation proprement dite est réalisée par un mécanisme tout à fait original.

En règle générale[201], le style est d'abord assez court pour que la masse formée par les deux stigmates soit au-dessous du manchon formé par les anthères : ensuite le style s'allonge à une vitesse relativement grande, de l'ordre de plusieurs millimètres en quelques heures, traverse ainsi le manchon de bas en haut : *la brosse de poils* des stigmates entraîne le pollen des étamines mais sans que les stigmates s'en trouvent pollinisés, car à ce moment leurs faces réceptives sont appliquées l'une contre l'autre. Les insectes peuvent ensuite transporter le pollen ainsi extrait du manchon staminal et le déposer sur les stigmates épanouis (fig. 11.114) des fleurs fécondables.

Certaines espèces (notamment les Pissenlits) sont *parthénogénése*. De façon générale, les anomalies de la fécondation sont fréquentes chez les *Astéracées*.

Le fruit

Dans tous les cas, *le fruit provenant de l'ovaire infère est un akène*, couronné ou non d'une aigrette (*pappus*) (fig. 11.112 et 11.116).

---

198. Cette soudure des cinq étamines par leurs anthères, fait que la dissymétrie de la corolle (fleurs bilabiées ou ligulées) n'entraîne jamais l'avortement de l'étamine supérieure, ainsi qu'il est de règle chez les Astéridées à corolle zygomorphe.
199. Très rarement et à titre exceptionnel, on peut trouver deux ovules, un par carpelle, chez quelques espèces du groupe des Artichauts : cela prouve qu'autrefois chacun des deux carpelles avait un ovule.
200. Elle est anémophile chez quelques genres : Armoises et surtout chez l'Ambroisie, invasive en Europe et responsable de graves pollinoses à l'automne.
201. Il existe quelques variantes : chez les Centaurées, le style ne s'allonge pas ; les filets des étamines, sensibles au contact, se contractent brusquement si un insecte les touche et abaissent ainsi le manchon staminal qui se fait « brosser ».

Classification et principales espèces

On peut subdiviser l'immense famille des *Astéracées* en cinq sous-familles principales (fig. 11.115).

- Les deux premières sont des arbustes ou des plantes herbacées poussant principalement en Amérique du Sud (Andes), lieu probable de l'émergence de la famille au début de l'ère Tertiaire, il s'agit de formes archaïques d'Astéracées, dont les fleurs sont à corolle zygomorphe bilabiée 1/4 (*Barnadésioïdées*) ou bilabiée 2/3 (*Mutisoïdées*); cette dernière comprenant le Gerbera, plante sud-africaine cultivée chez nous en serre pour ses beaux capitules en forme de marguerite; malgré les apparences de fleurs ligulées au centre et de fleurs tubulées en périphérie, toutes les fleurs sont en fait bilabiées 2/3.
- Les *Carduoïdées* possèdent des fleurs typiquement roses, bleues ou pourpres, toutes en tubes, comme celles du capitule du Bleuet (fig. 11.116). Les Chardons (fig. 11.113), les Cirses et beaucoup d'Astéracées épineuses méditerranéennes se retrouvent dans cette sous-famille. En pharmacie, l'Artichaut et la Bardane et le Chardon-Marie sont bien connus pour leurs vertus hépatiques ou dépuratives; de l'Artichaut, c'est le réceptacle charnu que l'on consomme sous le nom de fond d'Artichaut, tandis que la base des «feuilles» d'Artichaut correspond aux bractées de l'involucre.
- Les *Cichorioïdées* correspondent à des Astéracées à latex, dont le nom est évoqué dans les noms comme *Lactuca*, Laitue, Laiteron. C'est lui qui donne un goût amer aux Chicorées et aux Endives. Les capitules ne portent que des fleurs ligulées terminées par 5 dents, formant une languette typiquement

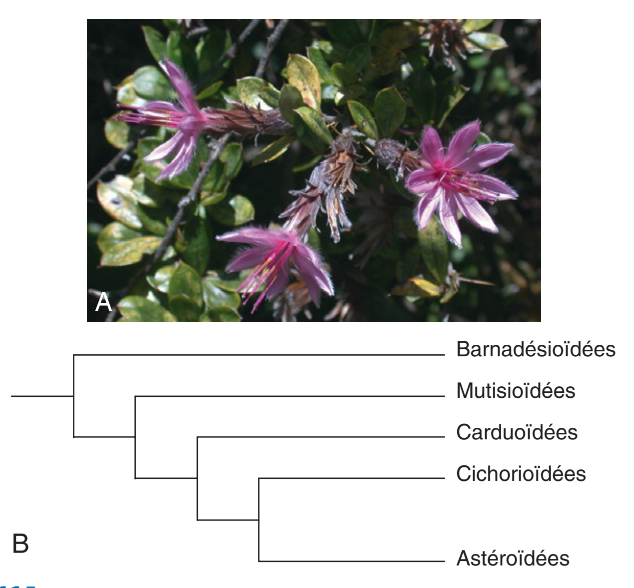


Fig. 11.115.
Classification des Astéracées, d'après APG, simplifiée.
En photo, *Barnadesia*, arbuste andin, représente les Astéracées primitives.

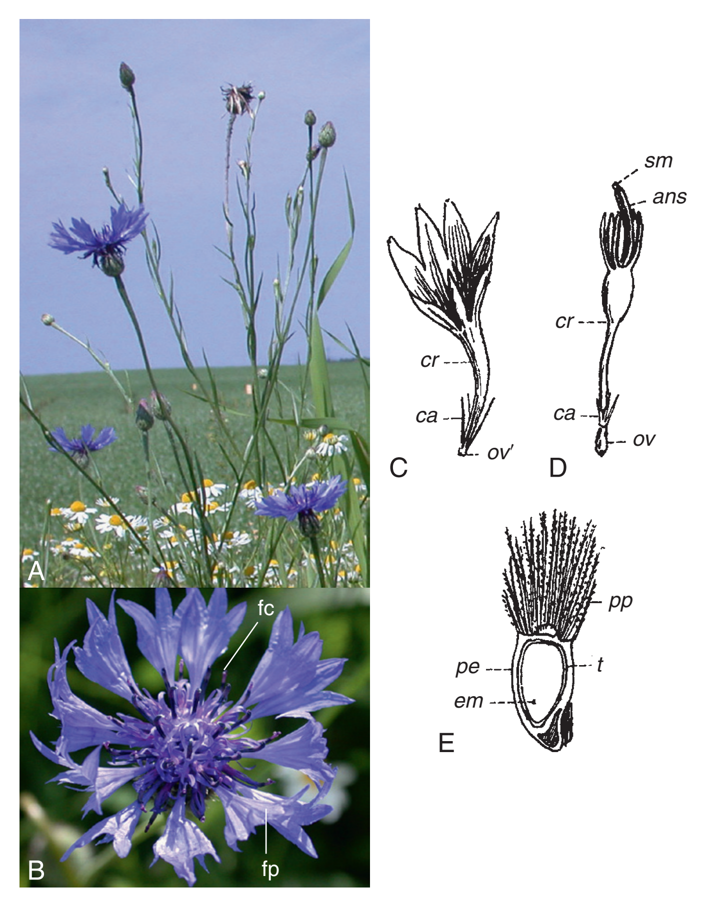


Fig. 11.116.
Bleuet.
A : port de la plante. B : capitule. C : fleur périphérique. D : fleur centrale. E : coupe longitudinale de l'akène ; fc, fleur centrale ; fp, fleur périphérique ; *b*, bractée de l'involucre ; *ca*, calice ; *cr*, corolle ; *ans*, anthères soudées ; *ov*, ovaire ; *ov'*, ovaire avorté ; *sm*, stigmate ; *pp*, pappus ; *pe*, péricarpe ; *t*, tégument séminal ; *em*, embryon.

jaune, parfois bleue. En pharmacie on utilise le Pissenlit et la Piloselle pour leur action diurétique et dépurative. Des légumes tels que le Salsifis, la Scorzonère appartiennent à ce groupe : leur inuline permet des régimes sans amidon chez les patients intolérants.

- Les *Astéroïdées*, avec 16 000 espèces, forment l'essentiel des Astéracées. Ce groupe diversifié caractérisé par ses capitules « radiés », comportant au centre, des fleurs tubulées généralement jaunes et à la périphérie des fleurs ligulées terminées par 3 dents, blanches comme chez la Pâquerette ou la Marguerite ou d'autres couleurs, souvent jaunes comme chez l'Arnica (*cf.* fig. 11.116) ou le Tournesol. Dans

ce groupe on inclut aussi des espèces ayant perdu secondairement leurs fleurs ligulées comme la Tanaisie, l'Eupatoire, la Santoline et les Armoises.

Les Astéroïdées sont elles mêmes divisées en nombreuses tribus dont les plus importantes sont :

- les *Anthémidées*, dont beaucoup présentent des feuilles pennatiséquées odorantes et sont connues en pharmacie : l'Achillée millefeuille, la Tanaisie, les Anthémis, Matricaires et Camomille (fig. 11.113), les Armoises (Absinthe et Génépi utilisés aussi pour les liqueurs, Semen-contra utilisé comme vermifuge), les Pyrèthres, insecticides ; les Marguerites et Chrysanthèmes sont ornementaux ;
- les *Astérées* comprennent surtout les Asters, Pâquerettes, Verges d'or et Vergerettes, celle du Canada étant utilisée en pharmacie ;
- les *Sénécionées* forment un groupe à part avec l'immense genre Séneçon présenté plus haut et aussi le Tussilage utilisé en pharmacie ;
- les *Hélianthées* sont une tribu surtout américaine aux feuilles souvent opposées, ce qui est singulier dans la famille ; elles comportent le Tournesol, cultivé pour son huile riche en acides gras insaturés et ses tourteaux., le Topinambour, également du genre *Helianthus*, L'Échinacée, aux propriétés immunostimulantes, nous vient de la pharmacopée des indiens d'Amérique du Nord et différentes plantes ornementales comme les Rudbeckias, les Dahlias, Cosmos et Zinnias. Le Guayule, plante mexicaine riche en latex, est une alternative prometteuse au caoutchouc de l'Hévéa. Son caractère hypoallergénique se prête à divers emplois (fabrication de préservatifs par exemple). Les Galinsoga et les Ambroisies sont des adventices invasives d'origine américaine.

Dans les autres tribus : on connaît l'Arnica (fig. 11.117) pour ses propriétés vulnéraires, le Souci en pommades cicatrisantes et l'Eupatoire chanvrine, dont le nom évoque son usage ancien comme plante hépatique, le Pied de Chat, utilisé dans la tisane pectorale avec le Tussilage notamment, le *Stevia*, originaire du Paraguay, est une plante édulcorante dont l'usage se répand dans les régimes sans sucres.

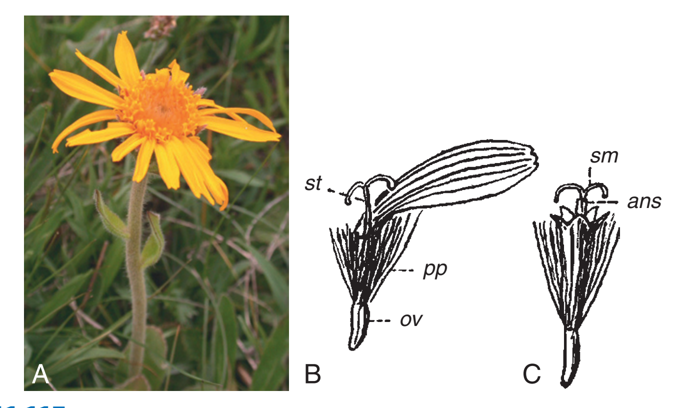


Fig. 11.117.
Arnica (Astéroïdées).
A : extrémité de la tige florifère. B : fleur ligulée à 3 dents (demi-fleuron) de la périphérie du capitule. C : fleur du centre, tubuleuse (fleuron) ; *cp*, capitule ; *sm*, stigmate ; *st*, style ; *ans*, androcée synanthéré ; *pp*, pappus ; *ov*, ovaire.

12 Notions élémentaires sur la répartition des végétaux[202]

Classer les végétaux, tenter de préciser les rapports de parenté des divers groupes est une approche primordiale et fondamentale. Toutefois une espèce végétale ne se comprend vraiment qu'à travers les populations qui la composent et replacée dans le milieu biologique dans lequel elle vit. Aussi, nous paraît-il souhaitable, dans les dernières pages de cet abrégé, de donner quelques notions élémentaires concernant la répartition et l'écologie des végétaux.

Notion de flore et de végétation

La flore

La flore est la liste des espèces[203] présentes dans une région déterminée plus ou moins étendue (flore du Bassin parisien, flore de France, par exemple).

Suivant leur origine on peut distinguer différents types de plantes :

- **Les plantes indigènes ou spontanées**, qui ont peuplé la région depuis un temps fort long (à l'échelle géologique) ; elles constituent le fond de la flore. Suivant l' « aire géographique »[204] qu'elles occupent on reconnaît des *plantes à large répartition* qui ont souvent une grande souplesse d'adaptation à des conditions de vie diverses (procédés de dissémination, multiplication très efficace etc.) ; et des *plantes endémiques* (du grec *endemion*, maladie indigène) plus ou moins strictement limitées à de petites régions du Monde.
- **Les plantes naturalisées**, dont l'introduction est postérieure à l'époque préhistorique. Ces plantes occupent parfois une surface considérable et se sont incorporées à la flore locale : ainsi le Robinier faux-acacia (p. 166) dont l'aire naturelle est très limitée (Est des États-Unis); de même l'Élodée du Canada (p. 96), introduite accidentellement en 1845 en Normandie et rencontrée aujourd'hui dans tous les cours d'eau européens.
- **Les plantes adventices**. – Elles ont été introduites, souvent accidentellement, par l'homme et peuvent représenter un pourcentage important de la flore (plus de 25 % aux îles Hawaii, par exemple), mais elles ne se naturalisent

202. Avec la collaboration de G. Aymonin.
203. Pour éviter de préciser s'il s'agit d'espèces, de sous-espèces, de variétés etc., on emploiera le terme d'unité taxinomique ou de taxon. La flore est donc la liste des unités taxinomiques. Le mot flore désigne aussi un ouvrage permettant d'identifier les espèces d'une contrée, grâce à des clés de détermination.
204. La chorologie (du grec *choros*, territoire) étudie la délimitation des aires de répartition des espèces ou, plus généralement, des taxons.

pas entièrement, faute de trouver les conditions de climats, sols… leur permettant de résister à la concurrence vitale des plantes indigènes. Actuellement, les plantes invasives sont surtout la Jussiée dans les pièces d'eau, l'Ambroisie dans les friches, la Renouée du Japon dans les bosquets et sur les bermes ou la Caulerpe, une algue verte, qui menace les herbiers de Posidonies en Méditerranée.

La végétation

On appelle végétation l'ensemble des végétaux qui couvrent un territoire et en forment le « paysage ». En première approximation, cette notion est indépendante de toute connaissance floristique : la végétation, c'est la forêt, la lande, le gazon… qu'ils soient respectivement formés de Hêtres ou de Chênes, de Bruyères ou de Genêts, de Dactyles ou de Bromes. En fait, la végétation d'un territoire déterminé traduit la manière dont les éléments de la flore s'harmonisent ou se concurrencent en fonction des exigences propres de chaque espèce, ceci par rapport aux conditions du milieu dans lequel elles vivent (voir paragraphe suivant).

D'une manière plus précise, chaque type de végétation, quel que soit le niveau de précision que l'on recherche, est défini par deux éléments :

- la *structure générale* : forêts, landes, pelouses…
- la composition floristique.

La structure permet de délimiter les *forrnations végétales*, en se basant notamment sur l'analyse du volume occupé par les diverses espèces ou *stratification* : ainsi on détermine l'importance relative des strates arborescente, arbustive, herbacée… On s'intéressera aussi à l'importance relative des différents *types biologiques* rencontrés : plantes vivaces, annuelles, à bulbes ou à rhizomes (fig. 10.27), au caractère *ouvert* (bosquets) ou *fermé* (forêt continue)…

La composition floristique permet, soit de rendre plus précise la définition des formations végétales (forêt à Hêtres ou « hêtraie », prairie à Avoine élevée etc.) et de parvenir à la mise en évidence de « groupes écologiques », soit, par une connaissance des pourcentages des différentes espèces rencontrées, de délimiter les *associations végétales*.

Formations végétales, groupements et associations végétales seront définis en détail plus loin.

Déterminisme de la flore

La composition de la flore est avant tout la conséquence des variations de divers facteurs historiques parmi lesquels on peut distinguer les processus évolutifs et les vicissitudes paléogéographiques.

Les processus évolutifs

Au cours des ères géologiques les groupes les mieux adaptés ont, peu à peu, supplanté ceux qui avaient moins de possibilité d'expansion ; ainsi à l'ère Primaire ou ère des ptéridophytes succède au Secondaire celle des Gymnospermes, puis celle des Angiospermes (Tertiaire-Quaternaire) : les Astéridées aux organes

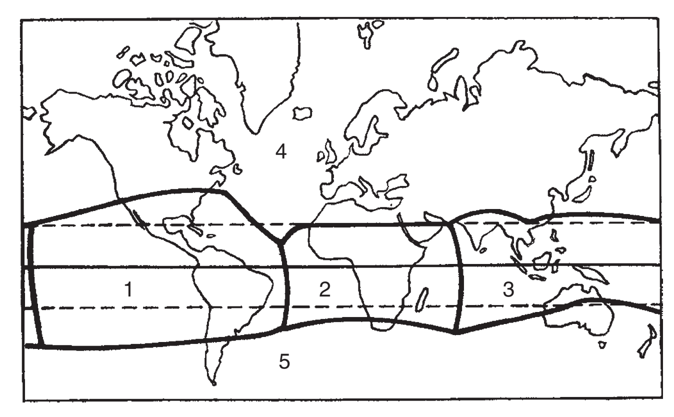


Fig. 12.1.
Les cinq grands empires floraux, d'après Emberger.
1 : empire néotropical; 2 : africano-malgache; 3 : asiatico-pacifique; 4 : holarctique; 5 : antarctique-australien.

sexuels mieux protégés se différencient à partir de groupes aux fleurs apparentes etc. (fig. 12.1).

Les vicissitudes paléogéographiques

Par exemple, l'avancée des grands glaciers qui recouvrirent au quaternaire la majeure partie de l'Europe septentrionale (jusqu'à Lyon, au sud) élimina la flore ligneuse tertiaire (les Magnolias, notamment) laissant la place à une flore froide; cette dernière, après le retrait des glaces, s'est réfugiée aujourd'hui dans les hautes montagnes de l'Europe du Sud et dans le grand Nord. Les flores d'Amérique du Nord et de l'Europe, parce que ces continents se sont très tôt séparés l'un de l'autre, eurent tout le temps de s'individualiser et de se spécialiser (*cf.* p. 143) : elles sont différentes malgré un aspect assez semblable, beaucoup d'espèces systématiquement voisines, y jouant un même rôle biologique. Ces espèces homologues appartenant à des flores différentes sont dites *vicariantes* (du latin *vicarius*, suppléant); notre Genévrier (p. 57), notre Hêtre (p. 180), notre Osmonde royale (p. 37), par exemple, sont, en Amérique du Nord, remplacés par des espèces très proches.

Les diverses flores ont ainsi évolué pour leur propre compte et sont devenues d'autant plus spécialisées que de vastes régions marines ou d'autres barrières (hautes montagnes, etc.) les isolaient les unes des autres. C'est ce qui explique que la majorité des îles ont une forte proportion d'espèces particulières (espèces endémiques) : les îles de l'Océan indien, notamment, possèdent chacune des espèces propres de Palmiers. À l'inverse, lorsque de telles barrières n'existaient pas (comme dans les plaines indo-européennes) la même espèce peut avoir une aire de dispersion très vaste.

La conjonction des processus évolutifs et des vicissitudes paléogéographiques a conduit à la création de *grandes unités floristiques* continentales ou pour le moins régionales : «empires» (fig. 12.1), «régions», «domaines»… floristiques.

Déterminisme de la végétation

La végétation exprime la façon qu'ont les plantes de s'adapter aux facteurs externes (climat, sol…). L'écologie (du grec *oikos*, maison, habitat) est la science qui étudie les rapports des êtres vivants (plantes, animaux…) avec leurs habitats.

L'influence du milieu : les différents facteurs externes

Le climat

Les facteurs thermiques sont les plus importants et conditionnent en grande partie la répartition des végétaux. Le rôle du gel est fondamental. Ainsi, l'Olivier (p. 236), plante sensible aux basses températures, a une aire strictement limitée à la région méditerranéenne ; de même, les Monocotylédones, dépourvues de tissus secondaires (*cf.* p. 90), ne peuvent acquérir une grande taille (Bananier, Palmiers…) que dans les régions chaudes.

L'alimentation en *eau* est un facteur de répartition presque aussi important : les besoins en eau des plantes sont en effet considérables (un végétal absorbe par jour environ son poids d'eau). Il faut tenir compte non seulement de la pluviosité globale mais aussi de sa répartition au cours de l'année.

Les *alternances* de chaleur et de lumière jouent également un grand rôle (thermopériodisme, photopériodisme…).

De plus, il faut prendre en considération, non seulement le climat général d'une région, mais aussi, sous l'influence de différents facteurs locaux (nature de la topographie, de la couverture végétale, de l'exposition au vent au soleil…) sa différenciation en *microclimats*.

Le sol

L'influence du sol – ou facteur édaphique (du grec *édaphos*, sol) – est aussi très grande. Les propriétés physiques du sol (porosité, rétention d'eau…), sa nature (argileuse, sablonneuse…), sa composition (teneur en azote, terrains calcaires, siliceux…), son origine (à partir d'alluvions, ou de roche mère…), son évolution en niveaux superposés ou horizons ayant chacun leurs caractéristiques particulières, etc., sont des facteurs déterminants pour la végétation. Les botanistes connaissent depuis longtemps la différence qui existe entre les espèces des terrains calcaires (plantes calcicoles, basiphiles ou indifférentes) et celles des terrains siliceux (plantes silicicoles, acidiphiles), différence qui dépend plus du pH du sol que du taux en calcium (les terrains calcaires captent toutefois mieux la chaleur).

Les facteurs vivants (ou facteurs biotiques)

Interactions

Les *interactions* entre êtres vivants sont multiples. Les plantes agissent les unes sur les autres en modifiant notamment l'environnement : ainsi les arbres d'une futaie imposent des conditions d'éclairement, de température, d'humidité particulières (*cf.* les microclimats). Dans le sol, s'observent soit une *concurrence*

alimentaire (importance du réseau racinaire…) et chimique (rejet de substances toxiques…), soit au contraire des *symbioses* diverses [associations des *Orchidacées* avec des *Rhizoctonia* (p. 105); des Aulnes, des *Fabacées* (p. 166) avec des procaryotes fixant l'azote atmosphérique…]. L'action des microparasites, des insectes, des animaux supérieurs traduit la lutte pour la vie, tant pour les plantes que pour les animaux qui leur sont inféodés (notion de *biocénose*[205]).

Surtout l'Homme, resté longtemps un facteur biotique parmi les autres, a plus récemment créé autour de lui une « technosphère » : urbanisme, autoroute, pratiques culturales intensives avec emploi d'herbicides chimiques, pollutions radioactives… modifient considérablement les équilibres naturels.

Adaptations des plantes

Aux exigences du milieu, les plantes répondent *en adaptant au mieux leur organisme à celui-ci*. Par exemple, les végétaux peuvent supporter la mauvaise saison (hiver des régions tempérées et froides, période sèche des régions intertropicales…); dans nos pays, l'extrémité des jeunes pousses, où se trouve le méristème terminal, est protégée par la formation de bourgeons épais adaptés au froid hivernal. Raunkiaer a utilisé ces caractères pour définir plusieurs *types biologiques* (fig. 12.2).

En 1 et 2 sont schématisées les plantes à partie aérienne durable et qui, suivant que leur taille est supérieure ou inférieure à 0,50 m, sont appelées *phanérophytes* (du grec *phaneros*, visible) ou *chaméphytes* (du grec *khamai*, à terre, rampant); les arbres (en 1, sur la figure), arbustes, arbrisseaux de nos forêts correspondent aux premiers; les seconds sont représentés par des sous-arbrisseaux (Myrtille en 2, Bruyère…) et par des plantes herbacées dont la partie inférieure se lignifie plus ou moins (Thym, Petite Pervenche…).

Les types 3, 4 et 5 comprennent des plantes vivaces (à la limite, bisannuelles) dépourvues de tiges aériennes en hiver. Chez les : *hémicryptophytes* (du grec *hêmi*, à demi et *cryptos*, caché) les bourgeons hivernaux, situés au ras du sol, sont entourés par une rosette de feuilles persistantes (Pissenlit en 3, Paquerette…) ou par des écailles protectrices (Grande Ortie…). Les *Cryptophytes* sont les plantes entièrement cachées (du grec *gé*, terre) ; elles comprennent les *Géophytes* ou plantes à rhizome (Anémone, en 4, Muguet…) ou à bulbes (Tulipe, en 5, Colchique…) : les bourgeons à l'origine de la pousse feuillée estivale sont totalement inclus dans le sol ; les Cryptophytes peuvent être aussi les *Thérophytes*, dont le bourgeon est celui de l'embryon de la graine : il s'agit des plantes annuelles des climats secs qui passent la saison sèche dans le sol (espèces des déserts fleuris) ainsi que des annuelles des cultures qui s'abritent sous cette forme en hiver (Coquelicot, Bleuet)..

De même, la nécessité pour des plantes de régions chaudes ou sèches de diminuer le jour l'ouverture de leurs stomates ou de les fermer totalement (ce qui diminue l'évaporation, mais aussi l'entrée du CO_2, nécessaire à la

205. Du grec *koinos*, en communauté; biocénose = ensemble d'êtres vivants dans le même milieu (biotope ou habitat). La biocénose, son milieu et les interactions des êtres vivants entre eux ou avec le milieu forment un écosystème.

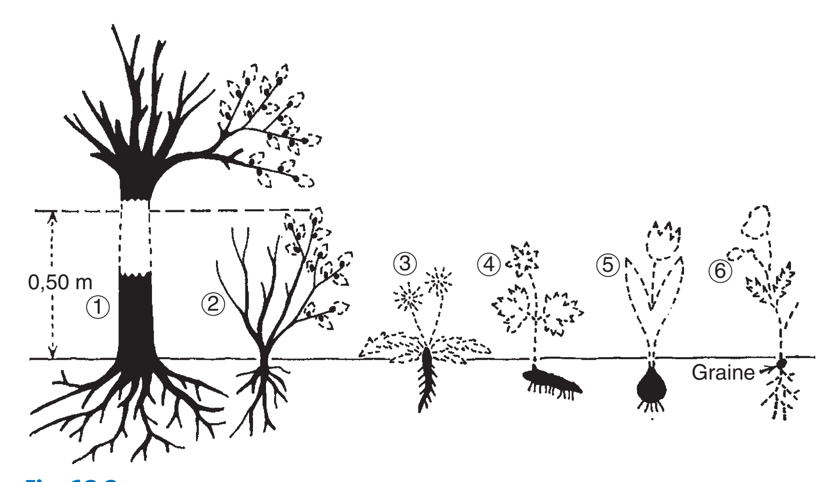


Fig. 12.2.
Principaux types biologiques des plantes adaptées aux régions froides.
En noir, la plante dans son état hivernal, en tirets, la plante en période estivale. Les types 1 à 5 correspondent à des plantes vivaces qui persistent plusieurs années. Le type 6 est celui des plantes annuelles qui passent à l'état de graine la période défavorable (période hivernale pour la totalité de celles-ci, mais aussi périodes sèches ou froides pour celles qui se reproduisent plusieurs fois dans l'année); sont des plantes annuelles la plupart des mauvaises herbes qui apparaissent durant la belle saison, d'où le nom de thérophytes (du grec *theros*, saisonnier) qui leur est donné : le Coquelicot, ici représenté, les Chénopodes, le Pâturin annuel, le Mouron blanc… en sont des exemples.

photosynthèse) a conduit celles-ci à mettre au point des dispositifs anatomiques et physiologiques de la captation du dioxyde de carbone à faible concentration : plantes dites en C4 (*cf.* p. 119) et *plantes grasses* (CAM, *cf.* Crassulacées).

Citons encore les plantes immergées (Élodées, Myriophylles, Potamots) ou flottantes (Lentilles d'eau, Jacinthe d'eau, Laitue d'eau), les *hydrophytes* et les plantes vivaces vivant constamment les pieds dans l'eau ou *hélophytes*[206] (Roseau, Massette), celui des plantes fixées sur d'autres plantes sans leur prélever quoi que ce soit, les *épiphytes* (Lichens, Mousses, différentes fougères ainsi que de nombreuses *Broméliacées* et *Aracées* en forêt tropicale pluvieuse) ou en leur prélevant des nutriments au niveau des sèves, les *hémi-* comme le Gui (p. 203) ou les Rhinanthes (p. 246) et *holoparasites* tels que les Cuscutes (p. 254) ou les Orobanches (p. 246), les *saprophytes* comme les Monotropes (p. 218) et la Néottie (p. 109) et enfin, les plantes *carnivores*, vivant sur des sols très pauvres en azote, comme ceux des tourbières, qui se sont spécialisées dans la capture de petits animaux

206. Du grec, *elodes*, marécageux.

(*Drosera*... *cf.* p. 214). Des familles entières sont impliquées : ce sont les Droséracées, Népenthacées, Sarracéniacées et Lentibulariacées.

Les formations végétales

Facteurs climatiques, édaphiques, biotiques, internes sont les divers paramètres qui déterminent très généralement la *structure* de la végétation.

Mais tous ces paramètres *n'ont pas la même importance*, certains jouant un rôle à l'échelle universelle et d'autres demeurant déterminants à l'échelon régional ou local. De loin, les facteurs principaux sont les facteurs climatiques. C'est ainsi que les conditions du climat, quels que soient les sols, l'intensité de la concurrence vitale, les mécanismes d'adaptation..., dessinent sur le globe de vastes zones disposées en bandes grossièrement *parallèles* à l'équateur (*étagement latitudinal*) appelées *biomes* : outre leur composante animale, ils comprennent des *formations végétales* telles que : forêts denses ombrophiles[207] équatoriales, forêts tropicales, savanes, steppes, déserts, forêts tempérées, toundras...

De même l'étagement de la végétation en *altitude* (forêts de feuillus suivies par les résineux, puis par les pelouses alpines au sommet) s'observe dans une grande partie du monde. Les seules exceptions sont, en fait, constituées par des types aberrants, locaux, correspondant à des morphologies exceptionnelles («coussinets épineux» des hautes montagnes méditerranéennes, phanérophytes scapeux[208] des hautes montagnes tropicales).

Les formations végétales sont caractérisés par un même aspect, une même physionomie et évoluent, dans les conditions naturelles, vers un état d'équilibre appelé «*climax*». Ainsi, sous le climat du Bassin parisien, en l'absence de toute action humaine, le climax serait une futaie stable d'arbres à feuilles caduques (*cf.* par exemple, les réserves intégrales de la forêt de Fontainebleau).

La cartographie de la végétation permet d'apprécier l'importance relative des grands ensembles. Citons la «Carte de la végétation de la France» au 1/200 000, celles aux 1/100 000 et au 1/50 000 pour les Alpes, celle de l'Europe au 1/3 000 000 (fig. 12.3) et celles au 1/1 000 000 pour le Monde.

Le critère le plus communément utilisé est celui des «étages de végétation» interprétés par l'analyse de «séries de végétation» facilement discernables et qui sont caractérisées par leur ou leurs espèces dominantes (séries dites «du Chêne liège» ou «du Chêne vert» dans l'étage méditerranéen, dites «du Hêtre» dans l'étage montagnard, par exemple).

La série est une unité cartographique de végétation pratique, incluant les divers stades d'évolution de la végétation vers un climax potentiel qui existerait en l'absence d'interventions humaines. Ces données sont utiles à l'agronome, au forestier, au paysagiste, car elles traduisent bien les conditions écologiques.

207. Du grec ombros, la pluie.
208. Du latin *scapus*, tige, hampe. Les Séneçons arborescents (*cf.* p. 266) appartiennent à ces formations.

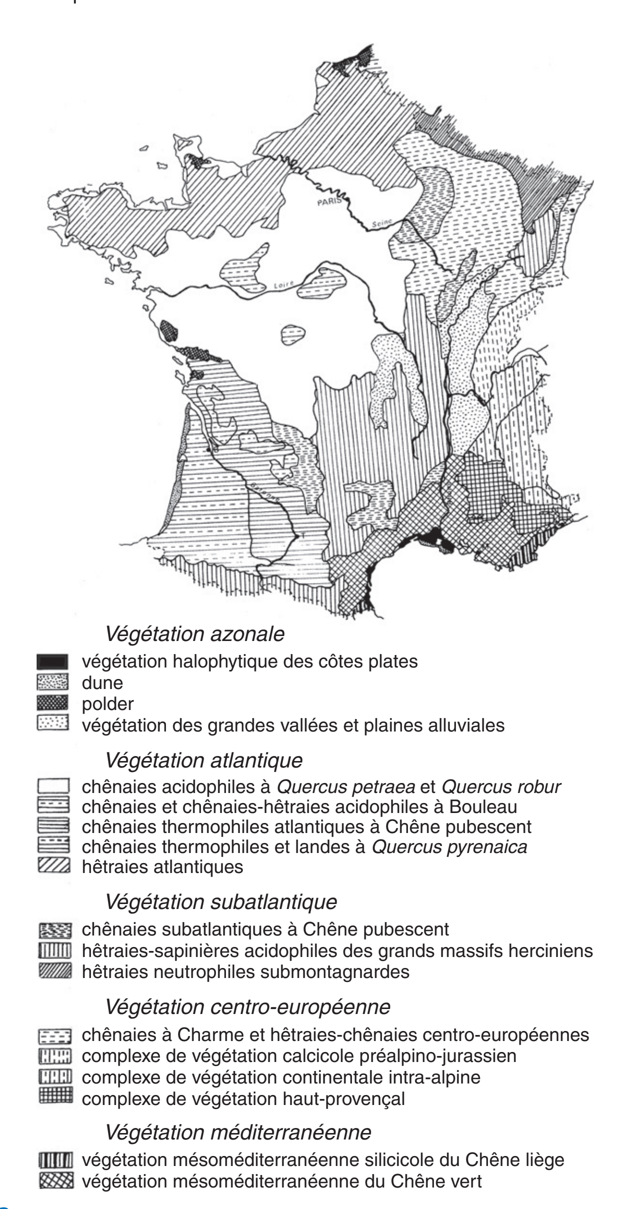


Fig. 12.3.
Carte de la végétation de la France.
(D'après P. Ozenda, Carte de la végétation au 1/3 000 000 des États membres du Conseil de l'Europe, 1978).

Chaque série est caractérisée par une couleur particulière et les divers stades évolutifs ou physionomiques dans une série sont indiqués par l'intensité de cette couleur. De nombreuses conventions et sigles permettent de pousser très loin dans le détail la représentation des divers types de végétation d'une région, les fonds blancs étant réservés aux cultures et eux-mêmes complétés par des symboles traduisant types de cultures, de bocages, etc.

Les gammes de couleurs choisies ont une signification écologique précise, les teintes bleu et violet étant, par exemple, choisies pour des végétations caractérisant des conditions d'hygrométrie atmosphérique élevée et de froid relatif, les teintes rouge et jaune s'appliquant à des conditions chaudes et sèches.

Dans nos régions, la dynamique de la végétation est telle que si, dans une série donnée, celle du Hêtre par exemple, il existe une pelouse, cette pelouse évoluera lentement vers une hêtraie si l'homme n'intervient pas : la fauche régulière ou le pâturage maintiendront le stade « pelouse » en évitant l'invasion par des broussailles puis par des arbres. Un champ, qui représente un stade poussé d'artificialisation de la végétation, aura lui-même des potentialités agricoles bien différentes selon qu'il se trouvera dans la série du Chêne vert ou dans celle du Hêtre.

Ces diverses études exigent une expérience qui ne peut s'acquérir qu'en fonction d'une longue pratique du terrain, mais l'utilisation de la photographie aérienne couplée au GPS (Global Positioning System) et au traitement informatisé des données par SIG (Système d'Information Géographique) apporte une aide considérable à l'élaboration des cartes de végétation.

Les associations végétales

Les autres facteurs – principalement édaphiques et micro-climatiques, puis biotiques et internes –, *joints aux facteurs historiques* à l'origine de la diversification des flores (*cf.* p. 277), jouent un rôle déterminant dans l'élaboration des multiples structures de la végétation, mais, cette fois, *à un échelon régional ou même local*. On peut alors distinguer avec beaucoup plus de précision des types de végétation (groupements, associations végétales) dont la cartographie éventuelle sera nécessairement réalisée à une grande échelle, de l'ordre du 20 000e. En utilisant ainsi les *critères écologiques et floristiques*, on met en évidence l'existence de « groupes écologiques » pouvant caractériser les types de végétations.

Par exemple, on reconnaîtra différents types de hêtraies, de chênaies, de maquis et de garrigues méditerranéens, de tourbières à sphaignes, de landes acides, etc.

L'étude des « *associations végétales* » est l'objet d'une science particulière, la *phytosociologie* qui, par *l'analyse floristico-statistique*, permet de comparer des séries de relevés et de mettre en évidence des espèces significatives par leur degré de présence (espèces caractéristiques, exclusives, préférentes, compagnes, etc.). Ces relevés d'espèces sont effectués dans des aires où les conditions écologiques sont homogènes (*stations ou biotopes*) et sur des surfaces standards (100 mètres carrés par exemple), ce qui en pratique, n'élimine pas le problème délicat de l'échantillonnage, comme c'est d'ailleurs le cas pour tous sondages. L'analyse de la végétation, dans ces conditions, atteint une grande finesse : par

exemple les « hêtraies » correspondent à 10–12 associations, le « maquis méditerranéen » à plus d'une quinzaine…

La constance (statistique) de la composition floristique traduit, dans chaque cas, un *équilibre très précis* entre les facteurs externes et les facteurs biologiques et internes, ici prédominants. C'est que chaque plante, pour s'adapter à son environnement, en intègre tous les facteurs : sinon, elle disparaît. La composition du peuplement végétal d'une station n'est ainsi pas le fait du hasard : certaines au moins des espèces que l'on y rencontre sont des *indicatrices* des conditions variées qui caractérisent la station. Par exemple, le Chêne pubescent se trouve sur calcaire et le Châtaignier sur sol siliceux ; l'Hellébore fétide se rencontre dans le sous-bois du premier tandis que la Germandrée des bois habite celui du second.

- La *comparaison* des diverses associations conduit à les *classer* en système hiérarchisé comparable à la classification taxinomique. Les Associations sont groupées en Alliances, elles-mêmes réunies en Ordres[209] puis en Classes. Chaque niveau est désigné par le nom du ou des genres ou des espèces représentatifs. Par exemple un type de hêtraie calcicole est appelé *Carici albae fagetum lingonense*, du nom du Carex blanc et de celui du genre *Fagus*, Hêtre ; cette association fait partie de la Sous-alliance du *Cephanthero-Fagion*, du nom des genres *Cephalanthera* (Céphalanthère, famille des *Orchidacées*) et *Fagus*. Alliance du *Fagion*, Ordre des *Fagetalia*, Classe des *Querco-Fagetea* (du genre *Quercus*, Chêne).
- Toutefois, quels que soient les critères d'analyse, de telles recherches mettent en évidence le fait que la végétation n'est pas statique, mais évolue plus ou moins rapidement ; dans nos régions, un exemple en est donné par le passage de groupements herbacés aux groupements ligneux : prés, landes, « taillis », forêts, se succèdent dans un ordre défini, jusqu'à obtention, théoriquement, du climax (*cf.* la notion de série, utilisée pour établir les cartes de végétation).

L'étude des groupements végétaux demanderait, en fait, un précis à lui seul. À une époque où les hommes sont sensibilisés à la qualité de leur habitat et de leur environnement, cette partie de la botanique mérite d'être de plus en plus étudiée. Il n'en est pas moins vrai que le domaine passionnant de l'écologie végétale ne peut être valablement abordé que lorsque est bien connue la systématique les plantes, laquelle reste la base de toute science végétale.

209. Ici, dans la classification des associations végétales, les termes d'ordres et de classes ne doivent pas être confondus avec ceux de la systématique des plantes : on a préféré utiliser alors des initiales en majuscules pour éviter toute confusion.

Index

A

M

O

P

471426 - (I) - (3,2) - CMM100

Elsevier Masson S.A.S
62, rue Camille-Desmoulins
92442 Issy-les-Moulineaux Cedex

Dépôt légal : janvier 2012

Composition : SPI

Imprimé en Espagne par Grafos